

Année 1909.

THÈSE

N^o 307

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue le Mercredi 23 Juin 1909, à 1 heure

PAR

ÉMILE GUYÉNOT

PRÉPARATEUR A LA SORBONNE

LES FONCTIONS DE LA VESSIE NATATOIRE

DES

POISSONS TÉLÉOSTÉENS

Président : M. CHARLES RICHET, professeur.

Juges : MM. $\left\{ \begin{array}{l} \text{RECLUS, professeur.} \\ \text{GLEY, MARCEL LABBE, agrégés.} \end{array} \right.$

Le Candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les différentes parties de l'enseignement médical.

LILLE

IMPRIMERIE L. DANIEL.

1909.

307

LES FONCTIONS DE LA VESSIE NATATOIRE
DES POISSONS TÉLÉOSTÉENS



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Année 1909.

THÈSE

N° _____

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue le Mercredi 23 Juin 1909, à 1 heure

PAR

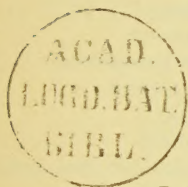
ÉMILE GUYÉNOT

PRÉPARATEUR A LA SORBONNE

LES FONCTIONS DE LA VESSIE NATATOIRE

DES

POISSONS TÉLÉOSTÉENS



Président : M. CHARLES RICHET, professeur.

Juges : MM. $\left\{ \begin{array}{l} \text{RECLUS, professeur.} \\ \text{GLEY, MARCEL LABBE, agrégés.} \end{array} \right.$

Le Candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les différentes parties de l'enseignement médical.

LILLE

IMPRIMERIE L. DANIEL.

1909.

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Le Doyen..... M. LANDOUZY.

Professeurs.... MM.

Anatomie.....	NICOLAS.
Physiologie.....	CH. RICHET.
Physique médicale.....	GARIEL.
Chimie organique et Chimie générale.....	GAUTIER.
Parasitologie et Histoire naturelle médicale.....	BLANCHARD.
Pathologie et thérapeutique générales.....	BOUCHARD.
Pathologie médicale.....	BRISSAUD.
	DEJERINE.
Pathologie chirurgicale.....	LANNELONGUE.
Anatomie pathologique.....	P. MARIE.
Histologie.....	PRENANT.
Opérations et appareils.....	HARTMANN.
Pharmacologie et matière médicale.....	POUCHET.
Thérapeutique.....	GILBERT.
Hygiène.....	CHANTEMESSE.
Médecine légale.....	THOINOT.
Histoire de la médecine et de la chirurgie.....	CHAUFFARD.
Pathologie expérimentale et comparée.....	ROGER.
	HAYEM.
Clinique médicale.....	DIEULAFOY.
	DEBOVE.
	LANDOUZY.
Maladies des enfants.....	HUTINEL.
Clinique des maladies mentales et des maladies de l'encéphale.....	G. BALLET.
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques.....	GAUCHER.
Clinique des maladies du système nerveux.....	RAYMOND.
	DELBET.
Clinique chirurgicale.....	QUENU.
	RECLUS.
	SEGOND.
Clinique ophtalmologique.....	DE LAPERSONNE.
Clinique des maladies des voies urinaires.....	ALBARRAN.
	BAR.
Clinique d'accouchements.....	PINARD.
	RIBEMONT-DESSAIGNES.
Clinique gynécologique.....	POZZI.
Clinique chirurgicale infantile.....	KIRMISSON.
Clinique thérapeutique.....	A. ROBIN.

AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM.	MM.	MM.	MM.
AUVRAY.	CUNÉO.	LAUNOIS.	NICLOUX.
BALTHAZARD.	DEMELIN.	LECÈNE.	NOBÉCOURT.
BRANCA.	DESGREZ.	LEGRY.	OMBREDANNE.
BEZANÇON (Fernand).	DUVAL (Pierre).	LENORMANT.	POTOCKI.
BRINDEAU.	GOSSET.	LOEPER.	PROUST.
BROCA (André).	GOUGET.	MACAIGNE.	RENON.
BRUMPT.	JEANNIN.	MAILLARD.	RICHAUD.
CARNOT.	JEANSELME.	MARION.	RIEFFEL.
CASTAIGNE.	JOUSSET (André).	MORESTIN.	SICARD.
CLAUDE.	LABBÉ (Marcel).	MULON.	ZIMMERN.
COUVELAIRE.	LANGLOIS.		

Par délibération en date du 9 Décembre 1798, l'Ecole a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées, doivent être considérées comme propres à leurs auteurs et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

A mon Président de Thèse

Monsieur le Professeur Ch. Richet,

*Membre de l'Académie de Médecine,
Officier de la Légion d'Honneur.*

A mon Maître

Monsieur le Docteur Charbonnel-Salle

*Professeur à la Faculté des Sciences,
de Besançon.*

Témoignage de reconnaissance.

Émile GUYÉNOT.

LES FONCTIONS DE LA VESSIE NATATOIRE
DES POISSONS TÉLEOSTÉENS (1).

INTRODUCTION.

Les connaissances, que nous possédons sur le rôle de la vessie natatoire des Poissons, progressèrent par une série d'étapes, réparties en deux périodes, dont l'histoire est une leçon de méthode scientifique.

Pendant longtemps, les naturalistes n'envisagèrent cet organe, qu'au seul point de vue morphologique, et c'est en s'appuyant uniquement sur leurs observations anatomiques, qu'ils s'efforcèrent d'en déduire la fonction qu'il convenait de lui attribuer. Cette interprétation varia suivant le détail de structure, qui avait attiré plus particulièrement leur attention. C'est ainsi que les uns en firent un organe respiratoire, les autres une caisse de résonance, en rapport avec l'audition. On pensait que le contenu gazeux était sécrété dans l'intérieur de la vessie, mais, après la découverte du canal pneumatique, on admit que ce contenu n'était autre chose que de l'air atmosphérique dégluti et emmagasiné.

Mais la fonction, qui fut le plus généralement attribuée à la vessie aérienne, fut une fonction locomotrice. D'après cette dernière opinion, dont BORELLI fut le promoteur, la vessie, en se contractant ou en se relâchant, déterminerait des modifications du poids spécifique, qui feraient monter ou descendre le Poisson. On rencontre en effet dans la paroi de la vessie de certains Poissons des fibres musculaires lisses ou striées, dont l'existence semblait justifier la théorie ; mais une généralisation, plus soucieuse de l'intérêt de la doctrine que de l'observation exacte des faits, dota généreusement d'éléments con-

(1) Avec la planche III.

tractiles des vessies qui en sont entièrement dépourvues. D'ailleurs, il fut convenu, qu'à défaut de muscles vésicaux, les muscles de la paroi du corps étaient également capables de produire les modifications de volume du sac gazeux. Cette séduisante théorie devait régner, presque sans conteste, pendant près de deux siècles ; pour la consacrer, on inventa le terme de vessie natatoire. Les naturalistes les plus éminents n'hésitèrent pas à lui donner l'appui de leur autorité et elle se trouve encore reproduite dans la plupart des traités classiques.

De toutes ces déductions plus ou moins heureuses, touchant les fonctions de la vessie pneumatique, aucune ne devait résister au contrôle de l'expérience. En ce qui concerne le rôle hydrostatique de la vessie, les belles recherches de A. MOREAU et de L. CHARBONNEL-SALLE ont ruiné complètement la théorie de BORELLI et nous ont permis d'apprécier, d'une façon infiniment plus exacte, les modifications que subit cet organe dans leurs rapports avec la station ou la locomotion de l'animal.

Les auteurs, qui suivirent, confirmèrent les résultats des recherches précédentes ou les complétèrent par de nouvelles études. Cependant, si les faits s'imposent généralement aux esprits, les vieilles erreurs sont tenaces et profondément enracinées. Aussi n'est-il pas étonnant, de voir un auteur récent, A. JÉGER, s'efforcer d'exhumer et de restaurer quand même la théorie de BORELLI. A la vérité, cette tentative, basée sur des critiques superficielles des recherches de A. MOREAU et de CHARBONNEL-SALLE, sur des expériences contestables et sur des inexactitudes anatomiques, ne paraît pas avoir eu grand écho. Dans un travail de 1908, S. BAGLIONI se range à la théorie de MOREAU et la confirme par de très intéressantes investigations.

Lorsque WEBER décrivit en 1820 les remarquables connexions que présente, chez certains Poissons, la vessie aérienne avec l'appareil acoustico-labyrinthique, il en conclut que la vessie était destinée à renfoncer les ondes sonores et à les transmettre à l'oreille. Admise par beaucoup, cette opinion fut combattue par quelques-uns. C'est ainsi que HASSE, BRIDGE et HADDON estimèrent que, par ce moyen, l'animal était « renseigné » sur l'état de plus ou moins grande distention de sa vessie et par suite sur le niveau auquel il se trouve ou sur les variations de la pression atmosphérique. S. BAGLIONI pense que la vessie devient ainsi l'organe, qui détermine

les mouvements réflexes des nageoires, par lesquels le Poisson regagne le niveau où il se trouve en équilibre. J'ai pu, en 1904, mettre expérimentalement en évidence, que, chez les Cyprins, les connexions de la vessie aérienne avec le labyrinthe conditionnent l'ouverture ou la fermeture du sphincter, que j'ai décrit à l'orifice œsophagien du canal pneumatique.

La méthode expérimentale a ainsi permis de donner une interprétation exacte des diverses particularités anatomiques, qui frappèrent les premiers observateurs. Dans ces dernières années, des recherches très intéressantes ont été faites sur les conditions de production des gaz dans la vessie aérienne et notamment sur un acte nouveau en physiologie, la sécrétion de gaz oxygène. Les recherches histologiques ont précisé la structure et le fonctionnement des corps rouges et des « glandes gazeuses » qui leur sont annexées.

La fonction de la vessie aérienne n'est donc pas unique : l'organe présente un grand nombre de modifications anatomiques, en rapport avec des adaptations variées suivant les groupes. Il convenait d'essayer de réunir les notes éparses, de condenser les recherches souvent divergentes, de mettre en relief les acquisitions expérimentales récentes et leur contradiction avec les spéculations déductives et traditionnelles. Ces considérations légitiment le présent travail.

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE EXTERNE de la VESSIE NATATOIRE

La vessie aérienne des Poissons Téléostéens apparaît chez l'embryon, sous la forme d'un diverticule creux de la paroi dorsale ou latérale de l'œsophage. Elle constitue, chez l'adulte, un sac élastique, rempli de gaz, situé dans la partie dorsale de la cavité générale, entre les reins et la colonne vertébrale d'un part, le tube digestif et ses annexes, d'autre part. Tantôt la communication primitive avec l'œsophage persiste sous l'aspect d'un canal perméable, le canal pneumatique (Poissons Physostomes), tantôt ce dernier s'oblitére et se trouve remplacé par un cordon fibreux (Poissons Physoclistes).

En ce qui concerne sa forme extérieure, on peut dire, d'une façon générale, que la vessie aérienne est un sac plus ou moins ovoïde, allongé d'avance en arrière; mais cette disposition peut être très profondément modifiée, soit en raison des variétés de forme que présente le corps des divers Poissons, soit par suite d'adaptations à des rôles multiples et variés.

C'est ainsi par exemple, que la vessie natatoire peut être simple et conique (Brochet, Saumon), fusiforme (Hareng), ovalaire (plusieurs Labres et Silures), en forme de cœur (Pimelode), ou de fer à cheval (*Ailia*; BRIDGE et HADDON).

Dans plusieurs groupes, la vessie est divisée par une constriction transversale en deux lobes dont l'un est antérieur, l'autre postérieur. Cette disposition se rencontre surtout chez quelques Silures (*Pimelodus filamentosus*), chez les Cyprins, les Characins et les Gymnotes: elle paraît être en rapport avec l'existence des osselets de Weber, qui caractérisent ces quatre familles. Chez les Gymnotes les deux sacs antérieur et postérieur communiquent entre eux par un tube étroit, d'où se détache le canal pneumatique ⁽¹⁾. Il existe quelquefois deux étranglements transversaux qui donnent naissance à trois poches vésicales (*Ophidium*, quelques Labres, Catastome macrolépidote) ⁽²⁾. Il y a quatre poches dans la vessie de *Pimelodus pangasius* (TAYLOR).

(1) REINHARDT. *Archiv. f. Naturgesch.* 1854. T. I, p. 169.

(2) VALENCIENNES. *Histoire des Poissons*. T. XIX, p. 465.

Des contractions longitudinales compliquent fréquemment cette structure. Le lobe postérieur des vessies doubles peut être ainsi divisé en deux sacs latéraux, le lobe antérieur restant unique; mais ce dernier peut se transformer à son tour : il y a ainsi quatre loges à la vessie aérienne chez *Gadus pollachius* LIN., chez le Mugil (1). La séparation est très prononcée chez le Tetrodon oblong. On rencontre deux vessies latérales, réunies par un canal médian, chez les Siluroïdes *Clarias* et *Callichthys*. Enfin le *Pimelodus gagora* présente deux vessies closes l'une et l'autre et placées côte à côte dans une capsule osseuse (TAYLOR).

La vessie est le plus ordinairement limitée à la cavité générale, à l'intérieur de laquelle elle est libre ou fixée aux vertèbres et aux côtes par des expansions fibreuses. Mais chez certains Poissons, elle est prolongée en arrière, jusque dans la queue. Tantôt il existe deux appendices creux, terminés en cœcum, cheminant de chaque côté sous les muscles de la queue, au voisinage du squelette, — c'est le cas d'un grand nombre de Poissons appartenant aux familles des *Sparidae*, *Menidae*, *Carangidae*, *Scombridae* et *Notopteridae* — tantôt l'extrémité postérieure de la vessie elle-même vient se loger dans l'arc hémal formé par les arcs inférieurs des vertèbres caudales. Cette extension de la vessie à la région de la queue se rencontre souvent chez des Poissons dont le corps est aplati latéralement et chez lesquels, pour atteindre un développement suffisant, la vessie doit s'étendre hors de la cavité abdominale.

Les variations de structure les plus remarquables que présente la vessie natatoire sont celles qui résultent de la présence, à la surface de l'organe, de diverticules creux, terminés en cœcum ou du cloisonnement de sa cavité par des septa plus ou moins nombreux. D'une façon générale ces deux dispositifs se rencontrent plus particulièrement chez les Poissons dont la vessie joue un rôle phonateur.

Plusieurs espèces de Poissons, appartenant aux familles des *Serranidae*, *Berycidae*, *Sparidae*, *Gadidae*, *Notopteridae*, *Clupeidae*, ont une vessie pourvue d'une paire de prolongements antérieurs creux, qui se rendent jusqu'à la base du crâne. Ces appendices, que j'étudierai plus loin en détail, relient la vessie natatoire à l'appareil acoustico-labyrinthique. La forme la plus compliquée

(1) REDI. *De animalculis vivis quæ in corporibus Animalium vivorum reperiuntur observationes*, pl. 3, fig. 4.

de ce genre de connexion est réalisée par l'apparition des osselets de Weber.

L'extrémité postérieure de la vessie possède aussi quelquefois des prolongements dirigés en arrière et qui peuvent, nous l'avons vu, pénétrer dans la région caudale. On rencontre ces appendices postérieurs en même temps que des diverticules antérieurs chez le *Notopterus*. La vessie cordiforme de *Rita crucigera* ⁽¹⁾ (Siluroïde) présente de chaque côté un prolongement postérieur qui s'étend jusqu'au voisinage de l'anus.

Chez les *Otolithus* (Sciaenidæ) la vessie, effilée en arrière, est élargie et tronquée en avant. A chacun de ses angles antéro-latéraux prend naissance un tube qui se bifurque aussitôt en deux sacs fusiformes, dont l'un est antérieur, l'autre postérieur.

Les bords latéraux de la vessie natatoire de certaines espèces de *Doras* ⁽²⁾, telles que *Doras maculatus*, sont ornés d'une frange d'appendices cœcaux. Ces appendices latéraux sont très remarquables chez les *Sciæna*, où leur nombre peut être de cinquante-deux ; ils se ramifient abondamment. Ces diverticules sont groupés par touffes sur les flancs de la vessie de *Corvina lobata* (Sciaenidæ).

Chez un autre Scienoïde, *Pogonias chromis* LIN., la partie antérieure de la vessie aérienne porte des appendices digités. Le plus postérieur d'entre eux s'effile en un tube, porteur lui-même d'expansions ramifiées qui, se dirigeant en arrière, s'ouvre dans la région postérieure de la vessie. Je citerai enfin le cas si curieux de *Collichthys lucida* ⁽³⁾, Scienaïde des mers de la Chine. Sur chaque côté de sa vessie natatoire naissent vingt-cinq diverticules creux richement ramifiés. Certains d'entre eux gagnent la ligne médiane dorsale ou ventrale et peuvent se fusionner avec ceux du côté opposé. Ces prolongements, enveloppés par le péritoine, forment ainsi deux arcs : l'un dorsal entre la vessie natatoire et le rachis, l'autre ventral et renfermant dans sa concavité l'intestin, le foie et les glandes génitales.

Si la surface externe de la vessie est ainsi fréquemment modifiée, sa surface interne ne l'est pas moins par l'apparition de cloisons plus au moins complètes. Ces septa donnent parfois à cette face de

(1) DAY. P. Z. S. 1871, p. 703.

(2) SÖRENSEN. « *Lydorgane hos Fiske* ». Copenhagen, 1884, p. 85.

(3) GÜNTHER. *Brit. Mus. Cat. Fishes*. 11, 1860, p. 313.

l'organe un aspect celluleux qui rappelle celui qu'offre la vessie de certains Ganoides, tels que le Lépidostée. Ils sont très développés chez *Erythrinus* ⁽¹⁾ (Characinidæ) et forment une sorte de réseau chez quelques espèces de *Pangasius* (Siluridæ). La vessie est divisée, chez un grand nombre de Siluroïdes, par deux septa primaires disposés en T, en une loge antérieure et en deux loges postérieures, à grand axe longitudinal, communiquant entre elles. Souvent des septa additionnels cloisonnent incomplètement les deux loges postérieures. Chez les Trigles, la vessie est divisée en deux compartiments par un diaphragme musculaire transversal, percé d'un orifice central. Ce diaphragme joue un rôle, que MOREAU a mis nettement en évidence, dans la production des sons qu'émettent les Grondins.

Cet exposé sommaire des variétés extrêmement nombreuses que peut présenter la vessie aérienne dans son contenu, ses appendices ou la division de sa lumière me paraît donner une idée suffisante du polymorphisme de cet organe. Non seulement cette énumération nous fait soupçonner combien les fonctions que remplit la vessie des Poissons doivent être variées et complexes ; mais elle nous met en garde contre toute généralisation hasardeuse des mécanismes, que les expérimentateurs ont pu constater chez certains Poissons. Il importe de limiter les résultats expérimentaux aux groupes de Poissons chez lesquels ils ont été obtenus.

(1) J. MULLER. *Ber. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin*. 1842, p. 177.

CHAPITRE II.

STRUCTURE DE LA VESSIE NATATOIRE.

Les parois de la vessie pneumatique peuvent varier beaucoup, quant à leur structure histologique ; d'une façon générale, on peut néanmoins y reconnaître l'existence de deux couches superposées : une couche interne conjonctive et tapissée par un épithélium pavimenteux ou cylindrique et une couche externe, formée de fibres conjonctives et élastiques disposées sur un ou plusieurs plans. La paroi propre de la vessie est en outre unie lâchement, ou parfois étroitement, à une membrane d'enveloppe externe, brillante, nacrée, constituée par des faisceaux de fibres d'une nature spéciale. Ces fibres sont peu extensibles et facilement déchirables. L'organe est partiellement ou entièrement revêtu à l'extérieur par le péritoine.

Chez certains Poissons, la vessie pneumatique possède, dans la constitution histologique de ses parois, des fibres musculaires lisses ou striées. On les rencontre surtout chez les Poissons dont la vessie possède un rôle phonateur. A. MOREAU [62] a notamment montré que les faisceaux musculaires striés de la vessie des Trigles servaient uniquement à la production des sons émis par ces animaux.

Un grand nombre de Poissons ont, par contre, une vessie élastique, mais non contractile. C'est notamment le cas des Cyprins : (Carpe, Tanche, Gardon). Je signalerai immédiatement que la plupart des auteurs ont attribué à la vessie natatoire des Cyprinidés des fibres musculaires qu'elle ne possède généralement pas (*Chondrostoma nasus* LIN. présenterait cependant des fibres musculaires, disposées en bandes spiralées). Cette erreur anatomique est doublement regrettable : d'une part elle incita certains auteurs à s'efforcer de mettre en évidence une contractilité de l'organe, dont la non existence est prouvée par l'expérience ; d'autre part elle conduisit J. MÜLLER à formuler une théorie erronée, dans le but de donner une signification à la séparation en deux lobes de la vessie pneumatique des Cyprins. J. MÜLLER [66] admit, en effet, que la vessie postérieure en se contractant ou en se relâchant faisait varier le volume de la vessie antérieure. Les déplacements du centre de

gravité, qui en résulteraient, permettraient à l'animal de s'élever la tête dirigée vers la surface ou de s'abaisser la tête dirigée vers le fond. Cette hypothèse est examinée et mise en face des résultats expérimentaux dans un autre chapitre; mais il importe dès maintenant d'en montrer le peu de fondement, par l'étude de la structure histologique de la vessie d'un Cyprin, tel que la Tanche.

La vessie pneumatique de la Tanche (*Tinca vulgaris* Cuv.) est divisée par une constriction médiane en deux parties : une portion antérieure ou vessie crâniale et une portion postérieure ou vessie caudale.

A. VESSIE CAUDALE. — La vessie caudale a la forme d'un cône à sommet postérieur, dont la base, convexe antérieurement, présente en son milieu un orifice assurant la communication avec la vessie crâniale. Sa paroi est formée de trois couches superposées qui sont de dedans en dehors : une tunique muqueuse, une tunique élastique, une tunique séreuse. Cette dernière n'est autre que le péritoine, qui tapisse la vessie sur la plus grande partie de sa surface et la maintient appliquée contre la colonne vertébrale. La deuxième tunique est formée de fibres élastiques très serrées et disposées en deux plans : elles sont orientées longitudinalement dans le plan interne, circulairement dans le plan externe. Ces fibres élastiques s'agglomèrent localement et s'infilrent de tissu conjonctif, pour constituer deux épaississements, en forme de rubans étroits, qui sont disposés d'avant en arrière, sur chaque flanc de la vessie. Au niveau de ces épaississements, les deux couches de fibres élastiques longitudinales et circulaires sont intimement fusionnées et ne peuvent être séparées. La surface externe de la tunique élastique est recouverte d'une nappe mince de tissu conjonctif, renfermant des rameaux artériels et veineux. Chaque rameau se divise en un grand nombre de capillaires fins, qui cheminent d'abord parallèlement entre eux, puis s'étalent en éventail.

La tunique muqueuse comprend un épithélium et un chorion. L'épithélium est pavimenteux ; je l'ai nettement mis en évidence par l'imprégnation au nitrate d'argent ; ses cellules sont allongées et de contour assez régulier. Le chorion est représenté par une mince couche de tissu conjonctif.

En aucun point, je n'ai rencontré de fibres musculaires lisses ou striées ; je m'en suis assuré, soit par l'examen de coupes transver-

sales ou longitudinales, soit par l'étude directe des tuniques étalées et colorées au picrocarmin, soit enfin par des dissociations dans la solution physiologique, dans la solution d'acide azotique à 5 % ou dans la potasse à 40 %.



Fig. 1. — Vessie natatoire et canal pneumatique de la Tanche (*Tinca vulgaris*, Cuv.): 1, vessie caudale ; 2, vessie craniale ; 3, malleus ou premier osselet de Weber ; 4, œsophage et renflement œsophagien du canal pneumatique ; 5, canal pneumatique ; 6, vésicule biliaire ; 7, testicule ; 8, foie.

B. VESSIE CRANIALE. — Elle est constituée par deux membranes : une membrane externe, brillante, que j'ai nommée dans un travail antérieur, *membrane nacrée*, et une membrane interne, mince et translucide [42].

La membrane nacrée est une formation propre à la vessie crâniale et représente vraisemblablement la membrane d'enveloppe, de même aspect, qui revêt, sur toute leur surface, les vessies simples. La membrane interne est homologue de la paroi tout entière de la vessie caudale ; elle est formée des mêmes tuniques : une tunique élastique externe, une tunique muqueuse interne à épithélium pavimenteux. L'épaisseur de sa paroi est très faible ; cette minceur détermine la plus grande extensibilité et la plus grande élasticité de la vessie crâniale. La tunique élastique présente de même que celle de la vessie caudale des épaisissements formés exclusivement de fibres élastiques et de tissu conjonctif : ils constituent une bande

longitudinale étroite, passant par la ligne médiane dorsale, une bande plus large et plus épaisse, au niveau de la ligne médiane ventrale, enfin une sorte de godet coiffant la partie postérieure de la vessie crâniale et prolongé sur l'étranglement intervésical. Ce dernier est formé par du tissu conjonctif élastique qui s'épaissit en bourrelets faisant saillie à l'intérieur de l'orifice intervésical, mais sans jamais l'obstruer. La sangle médiane divise très incomplètement la vessie en deux lobes latéraux et donne à sa partie antérieure un aspect cordiforme. Cette sangle est beaucoup plus développée dans la vessie d'autres Poissons, tels que la Loche (*Cobitis fossilis* LIN.).

La membrane nacrée, tapissée extérieurement par le péritoine, est formée d'une couche externe fibrillaire et d'une couche interne muqueuse. La première est formée de fibres réfringentes, blanchâtres, d'une constitution spéciale, si l'on en juge d'après leur friabilité et leur réaction vis-à-vis des colorants. Elles sont disposées suivant deux plans facilement séparables : longitudinalement dans le plan externe, circulairement dans le plan interne. Cette disposition est inverse de celle qui est observée dans la paroi propre de la vessie crâniale et dans la tunique élastique de la vessie caudale. La tunique muqueuse est formée d'un chorion très mince et d'un épithélium plat, dont les contours, dessinés par l'imprégnation argentique, sont sinueux et irréguliers.

Le sac, que forme la membrane nacrée, se fixe en avant, par une surface d'insertion triangulaire, à l'apophyse descendante de la quatrième vertèbre. Elle émet en outre, de chaque côté, un ruban fibreux, qui s'attache à l'extrémité postérieure du *malleus* ou troisième osselet de Weber. La membrane nacrée ne se prolonge pas sur la vessie caudale : elle s'arrête au niveau de l'étranglement intervésical en formant un anneau fibreux, lâchement uni aux parois de la vessie.

Entre la membrane nacrée et la vessie crâniale, existe une couche mince d'un tissu semi-liquide, jaunâtre, réfringent, dont l'aspect rappelle celui du tissu arachnoidien qui comble la cavité crânienne. Ce tissu est constitué par un réticulum conjonctif, richement vascularisé, renfermant un grand nombre de vésicules graisseuses. On y voit aussi des chromatophores, disposés en file.

La membrane nacrée constitue en somme un sac, analogue à une

séreuse, à l'intérieur duquel la vessie crâniale se déplace facilement, lorsque son volume varie.

Contrairement à cette description, les auteurs attribuent généralement à cette vessie des éléments musculaires. L'origine de cette légende incombe à WEBER qui prit pour des bandes musculaires, les épaississements fibreux que j'ai décrits au niveau des deux vessies et au niveau de l'étranglement intervésical : « *Tunica vesicæ interna, quæ pellucida, tenuis et elastica est, superficiem internam laevem, externam striis fibrarum muscularium transversalium tectam habet. In utroque enim latere partis inferioris vesicæ stria talis, dimidiam partem pollicis lata, in superficie vesicæ valde elata, ab extremitate ejus inferiori ad superiorem ascendit. Eo loco, quo inferior vesicæ pars cum superiori cohæret, utraque stria confluit, omnemque vesicam annuli instar ambit* ».

« *Similis stria fibrarum muscularium transversalium, dimidiam partem pollicis lata, in media superficie posteriori partis superioris vesicæ natatoriae ad summam apicem ascendit* ».

L'existence des fibres musculaires indiquées par WEBER fut admise par J. MÜLLER [66] et à sa suite par MONOYER [58] qui contribua à vulgariser la théorie de J. MÜLLER, relative aux mouvements de bascule du Poisson. « J'ajouterai, affirme MONOYER, que chacun des lobes vésicaux est pourvu de fibres musculaires propres, capables, par conséquent, de faire passer la masse gazeuse d'un compartiment dans l'autre ».

Cependant en 1887, CHARBONNEL-SALLE [18] réduisit à néant et l'assertion anatomique de ces deux auteurs et leur interprétation physiologique. Non seulement il démontra expérimentalement l'absence de variations actives du volume de la vessie pneumatique, mais il démontra la non contractilité électrique de cet organe et l'absence de fibres musculaires dans ses parois. « Il nous a été impossible, dit-il, de trouver sur des vessies de Tanche le moindre indice de fibres ; l'organe nous a paru entièrement constitué par des plans de faisceaux élastiques, se coupant sous divers angles. Il en est de même pour le Brochet, où le feutrage des fibres élastiques est fort serré et inextricable ». Chez ce dernier animal, CZERMAK [24] avait cependant indiqué la présence d'une couche mince de fibres lisses, tapissant le péritoine, à la face inférieure de la vessie, et prétendu avoir observé manifestement la contractilité de l'organe sous l'influence des courants induits. « Nous affirmons, déclare CHARBONNEL

SALLE, que celle-ci n'existe pas, ou bien est tellement rudimentaire, qu'elle laisse l'expérimentateur dans le doute. Nous avons adapté un manomètre à eau à la vessie ; nous avons excité celle-ci plus ou moins longtemps, soit tout à fait distendue, soit en partie dégonflée : jamais nous n'avons vu le moindre mouvement de la colonne d'eau, la moindre ride à la surface de l'organe. Ce résultat n'a pas laissé que de nous surprendre en présence des assertions des auteurs ».

J'ai répété sous une forme un peu différente l'expérience faite par CHARBONNEL-SALLE et je puis pleinement confirmer ses conclusions, du moins en ce qui concerne la vessie de la Tanche. Une vessie de Tanche est rapidement extirpée, après ligature du canal pneumatique, et placée dans un flacon, plein de solution physiologique, entre deux plaques de cuivre, reliées aux pôles d'une bobine de Ruhmkorff. Le flacon est hermétiquement fermé par un bouchon, dans lequel est mastiqué un fin tube de verre. L'eau s'élève dans ce tube à un certain niveau. Une patte de grenouille, servant de témoin, atteste, par ses contractions, le passage du courant. Toute variation du volume de la vessie doit produire un déplacement du ménisque. Or, je n'ai jamais observé, après le passage de courants faradiques isolés ou de fréquence moyenne, aucune dénivellation.

Cependant, en 1903, A. JÆGER [50], qui s'efforce de restaurer la théorie de BORELLI, admet aussi la théorie de J. MÜLLER et décrit, à l'exemple de ce dernier, les prétendues formations musculaires de la vessie. « La partie antérieure, dit-il, est élastique et par suite très dilatable ; elle présente dans la couche interne, sur la ligne médiane de la face ventrale, une bande longitudinale, transversalement fibrillaire, de faisceaux musculaires lisses. La postérieure, au contraire, n'est pas élastique et présente dans la couche externe deux bandes musculaires semblables. Il faut en conclure, d'une façon certaine, comme J. MÜLLER l'a déjà indiqué, que le Poisson peut, ne modifiant le volume de sa vessie antérieure, augmenter ou diminuer le poids spécifique de la partie antérieure de son corps et faciliter ainsi sa montée ou sa descente dans l'eau ». Ailleurs, A. JÆGER, au sujet de l'étranglement intervésical, parle de la « division de la vessie natatoire de la Tanche en deux moitiés, séparées par un muscle d'occlusion ».

Je me suis étendu à dessein sur la question de la présence ou de l'absence de fibres musculaires dans la vessie de la Tanche, parce que cet animal est un de ceux que les physiologistes, eu égard à sa

grande résistance, choisirent le plus souvent, comme sujet d'expérience. Il est, de plus, fort remarquable de voir une ancienne théorie, soutenue à diverses reprises par de nombreux auteurs, être basée presque exclusivement sur une assertion anatomique, qu'aucun d'eux ne prit la peine de vérifier.

Il reste acquis, comme conclusion des recherches de CHARBONNEL-SALLE et des miennes, que la vessie natatoire des Cyprins (car je n'ai pas trouvé non plus de fibres musculaires dans les vessies de *Carassius auratus* LIN., *Leuciscus rutilus*, LIN., *Cyprinus carpio* LIN., *Abramis brama* FLEM.) est dépourvue d'éléments musculaires et par suite non contractile.

Ce résultat ne saurait beaucoup étonner : si la vessie natatoire se développe sous la forme d'un bourgeon du tube digestif, les muscles qui entrent dans la constitution de ce dernier ne sont prolongés (ainsi que je l'ai montré en 1904), que sur la partie la plus antérieure du canal pneumatique. Ils forment à ce niveau un puissant sphincter. Tout le reste du canal pneumatique offre nettement la structure que possède la vessie natatoire, qui n'est que sa partie terminale élargie : une couche externe élastique et une couche interne muqueuse.

Ces conclusions ne sont susceptibles que d'une généralisation relative. Il existe des vessies natatoires pourvues de muscles très développés. J. MÜLLER a décrit chez quelques espèces une structure musculaire toute particulière. La contractilité de la vessie pneumatique paraît, dans ce cas, évidente. Resterait encore à rechercher quand et comment elle se manifeste et si le rôle de ces muscles est de modifier la densité du Poisson et de provoquer ainsi la locomotion.

CHAPITRE III.

LA FONCTION HYDROSTATIQUE DE LA VESSIE
NATATOIRE.

L'existence, à l'intérieur du corps des Poissons, dont les tissus sont plus denses que l'eau, d'une masse gazeuse, enfermée dans un réservoir élastique, devait attirer de bonne heure l'attention des naturalistes. Il paraissait évident qu'un semblable organe modifiât les conditions de l'équilibre et de la locomotion de l'animal au sein de l'eau ; mais l'interprétation exacte du rôle joué par la vessie ne fut obtenue que tardivement, grâce aux résultats de la méthode expérimentale.

Les philosophes naturalistes de la fin du dix-septième siècle, qui, sous l'influence de DESCARTES, ne voulaient voir dans l'organisme qu'une pure mécanique, crurent trouver, dans la locomotion du Poisson, une démonstration éclatante de leur théorie. Il est certain, que la locomotion ne peut résulter que d'actes mécaniques ; mais dans un but de simplification et par analogie avec une expérience classique de physique, les iatro-mécaniciens considérèrent à priori le Poisson comme un ludion, et pensèrent que la vessie, par ses variations de volume, était le principe des déplacements en hauteur du corps tout entier.

Déjà ROBERT BOYLE [11], en 1676, chercha à déduire des principes de la physique le rôle de la vessie pneumatique, qu'il assimilait à une bulle d'air dont le volume augmente à mesure qu'elle s'élève. En 1685, BORELLI [10], émit à ce sujet une théorie, qui par sa simplicité, par sa vraisemblance anatomique, séduisit facilement les esprits. Par l'action de muscles intrinsèques ou extrinsèques, le Poisson peut modifier activement le volume de sa vessie, conséquemment de son corps entier. Les modifications corrélatives du poids spécifique de l'animal produisent les déplacements du corps suivant la verticale. Veut-il s'élever ? Le Poisson dilate sa vessie, devient plus léger et monte ; veut-il gagner la profondeur ? Il comprime sa vessie devient plus lourd et descend.

Suivant la comparaison classique, le Poisson est semblable à un ludion portant en lui la cause active de ses déplacements.

Cette théorie fut soutenue à nouveau par CHARLES PRESTON (1695) [74]. RAY ET VILLOUGHBY [105]; CL. PERRAULT [72]; ARTEDI [1]; FR. GMELIN [39] adoptèrent une opinion analogue, mais en considérant la compression seule comme un phénomène actif. BIOT [6], qui étudia surtout les gaz contenus dans la vessie, se rallia à la théorie de BORELLI.

ET. GEOFFROY ST-HILAIRE [37] admit au contraire que la dilatation de la vessie était seule active. Il décrivit des « muscles furculaires », qui feraient basculer en avant la première côte, entraînant avec elle les côtes suivantes par le jeu des aponévroses ; d'où élargissement de la cavité générale et dilatation de la vessie. Le retour au repos de l'appareil produirait la compression.

En 1809, DELAROCHE [28] publia un important travail sur la vessie natatoire, dans lequel il inclinait à penser, que les muscles qu'on rencontre dans la vessie d'un certain nombre d'espèces « ont probablement pour usage de comprimer plus ou moins fortement le gaz qu'elle renferme, non pour changer le poids spécifique du Poisson, mais au contraire pour le maintenir toujours au même point » ou pour rétablir l'équilibre, lorsque le Poisson a changé de niveau. « Mais, dans son rapport sur le travail de DELAROCHE, CUVIER [23] rejeta les vues de cet auteur et déclara s'en tenir aux idées de BORELLI sur l'emploi de la vessie aérienne des Poissons ».

« Après cette consécration magistrale, la théorie fut définitivement reçue. En Allemagne J. MÜLLER, puis STANNIUS l'appuyèrent de leur autorité ; en France, DUMERIL, DAGUIN [25] l'énoncèrent dans leurs ouvrages ». En 1866, RICHARD OWEN [71] déclare, au sujet de la vessie aérienne, que « sa fonction principale et la plus générale est une fonction mécanique et qu'elle sert à régulariser la densité du Poisson, qu'elle l'aide à se maintenir à un niveau choisi et à plonger ou à s'élever selon l'occasion ».

Cependant TREVIRANUS [101], FISCHER [35] avaient objecté à la théorie de BORELLI, que des mouvements dus à la vessie ne pourraient être que très lents, tandis que nous voyons au contraire les Poissons en exécuter de très rapides avec facilité, aussi bien lorsqu'ils s'élèvent ou s'abaissent ou qu'ils se déplacent horizontalement. Ils ont donc dans leurs nageoires des moyens, pour produire leurs déplacements, qui rendent celui-là inutile.

BERGMANN [5] fit remarquer que la vessie, subissant l'influence de la pression extérieure, devenait dangereuse sitôt que l'animal s'écartait de son plan d'équilibre et que, par suite, elle obligeait le Poisson à ne pas dépasser une zone déterminée.

En 1866, GOURIET [40] se fondant sur l'observation de GERDY, publiée par DUGÈS [31] et sur ses propres expériences, rejeta complètement la théorie de BORELLI : il affirma que des Poissons, auxquels il avait extirpé la vessie natatoire, pouvaient sans le secours de cet organe s'élever, descendre à leur guise et même flotter à la surface. Mais il semble bien, ainsi que l'a indiqué MOREAU, que la cavité générale de ces Poissons, remplie d'air au cours de l'opération, leur tenait lieu de flotteur.

« Le problème hydrostatique fut nettement posé, mais incomplètement résolu par HARTING [44], dont le travail contient la description d'un appareil, le physomètre, destiné à mesurer le volume d'un Poisson captif dans une cage et porté à des niveaux variés ».

Lorsqu'en 1876, A. MOREAU publia son important travail, sur le rôle hydrostatique de la vessie aérienne, deux opinions se trouvaient donc en présence : les uns admettaient que la vessie natatoire était le siège de variations rapides et actives de volume, déterminant les changements de niveau du Poisson ; les autres pensaient au contraire que cet organe était le siège de variations de volume rapides et passives, dues aux changements de niveau du Poisson. D'une part, des déductions purement théoriques, d'autre part des expériences peu démonstratives, tels étaient les arguments des partisans de l'une et l'autre opinion.

EXPÉRIENCES DE A. MOREAU.

A. Dans une première série d'expériences, A. MOREAU [62] immobilise un Poisson, tel qu'une Perche dans une cage légère, soutenue par un ballon de verre, surmonté d'une pointe fine et équilibrée par un godet contenant du mercure. L'appareil est disposé de telle sorte, que la pointe fine du ballon s'élève au-dessus de la surface de l'eau. Si on détermine une augmentation de pression de l'air contenu dans le bocal, l'appareil s'enfonce et on note à quelle pression la pointe ne fait plus qu'une très légère saillie au-dessus de l'eau. Si on ajoute alors une pression très faible, « l'excès même

très faible de la densité de l'appareil sur celle de l'eau, amène sa chute dans un milieu qu'on peut considérer comme ayant la même densité à toutes les hauteurs, mais, à mesure, que le Poisson descend plus bas, la colonne d'eau grandit au-dessus de lui et diminue son volume, sans que la pompe augmente la pression. Le Poisson descend ainsi avec une vitesse accélérée jusqu'au fond, où il arrive avec un volume diminué en raison de la pression de la colonne d'eau parcourue pendant sa chute ».

Pour faire remonter l'appareil tombé au fond, il faut diminuer la pression de la petite quantité, qui a été nécessaire pour submerger la pointe du ballon, plus une quantité égale à celle que mesure la colonne d'eau parcourue. L'appareil remonte alors à la surface avec une vitesse uniformément croissante.

Dans ces conditions, le Poisson, privé de l'exercice de ses nageoires, paraît absolument inerte. Il subit des modifications passives de son volume, sous l'influence des variations de la pression, qui pèse sur son sac gazeux. Jamais il ne présente de mouvements spontanés de descente ou d'ascension, qui seraient alors imputables à des modifications actives du volume de sa vessie. « Cette expérience montre, dit MOREAU, que chez un Poisson captif, le volume de la vessie natatoire, apprécié ici par la densité, est en raison inverse de la pression ; elle montre aussi que le Poisson n'a réagi par aucun artifice sous l'influence de la pression ». L'expérience a donné des résultats identiques pour divers Poissons à vessie close ou à vessie ouverte.

B. — Dans une seconde série d'expériences, A. MOREAU étudia les variations de volume que présente le Poisson, lorsqu'il se transporte à des niveaux variés, par le libre jeu de ses nageoires.

Le Poisson est placé dans un bocal entièrement rempli d'eau et fermé hermétiquement. Une ouverture latérale donne insertion à un tube, coudé à angle droit, dans lequel l'eau s'engage et accuse, par sa progression au dehors ou par sa marche en arrière, une augmentation de volume du contenu du bocal ou une diminution. Abstraction faite des variations lentes, causées par les modifications de la température, toute variation rapide de volume indique un changement de volume de la vessie natatoire du Poisson. Dans ces conditions, toutes les fois que le Poisson s'élève son volume augmente, toutes les fois qu'il s'abaisse son volume diminue.

« Ainsi, à chaque moment de l'expérience, la place de l'index correspond à la hauteur du Poisson, et j'insiste sur ce point que jamais l'observation ne révèle au début d'une ascension ou d'une descente, un mouvement de l'index plus rapide et anticipant sur le mouvement qui se produit et qui suit régulièrement toutes les positions du Poisson estimées sur la verticale; pareillement, quand le Poisson s'arrête dans cette course pour rester dans un plan horizontal, l'observateur ne constate aucune rétrogradation, mais toujours la cessation du mouvement de l'index ». Les déplacements de l'index étaient inscrits à l'aide de l'appareil de Marey.

Cette expérience a donné des résultats identiques pour les diverses espèces de Poissons étudiées et même pour les Trigles, qui possèdent des muscles très épais et très forts dans l'épaisseur des parois de leur vessie. Ces muscles sont d'ailleurs en rapport, ainsi que l'a démontré MOREAU, avec un rôle phonateur très spécial.

Il résulte donc des recherches de MOREAU, que la vessie natatoire ne subit que des variations de volume passives. Comme l'avait déjà indiqué GOURIET : « *Ce n'est point parce qu'il presse ou dilate sa vessie, que le Poisson descend ou monte, c'est plutôt parce qu'il descend ou monte que sa vessie se trouve pressée ou dilatée* ».

Si le mécanisme locomoteur, imaginé par BORELLI, n'existe pas, cela ne veut pas dire que la vessie, organe élastique et compressible, ne puisse subir de légères variations de volume lorsque l'animal contracte brusquement les masses musculaires des parois du corps. MOREAU constata en effet que, lorsque le Poisson donne de violents coups de queue ou est soumis à une excitation électrique, son volume diminue. Mais cette diminution de volume est faible et de courte durée. Ce sont là des variations passagères, fortuites, sans aucune signification fonctionnelle.

EXPÉRIENCES DE CHARBONNEL-SALLE.

Cependant ces derniers faits semèrent le doute dans quelques esprits, désireux de conclusions absolues. Pour dissiper cette incertitude, et, pour contrôler les résultats obtenus par MOREAU, CHARBONNEL-SALLE [18] entreprit à nouveau, en 1887, l'étude du rôle hydrostatique de la vessie natatoire, à l'aide de la méthode graphique. Grâce à ce procédé, appliqué d'une façon extrêmement ingénieuse, la vessie natatoire inscrivait elle-même les modifications

de son volume, dans leurs rapports avec les variations de la pression qui s'exerçait sur elle à chaque instant. On peut lire sur les tracés publiés par cet auteur comment se comporte cet organe lors de la locomotion.

« A travers les muscles et la peau, sans nulle lésion grave, on enfonce jusque dans la vessie un trocart d'une longueur telle, que son extrémité atteigne le centre de l'organe; le diamètre est celui du trocart explorateur des chirurgiens. On fixe l'instrument par deux points de suture, grâce à une petite plate-forme circulaire, dont il est muni, plate-forme appuyant sur la peau et percée de deux trous. Une enquête topographique a déterminé les lieux d'élection. Le poinçon du trocart enlevé, un tube de caoutchouc très mince et léger fait communiquer l'extrémité libre, élargie du trocart explorateur, avec un appareil construit d'après le type du sphygmoscope de MM. CHAUVEAU et MAREY, c'est-à-dire avec une ampoule de caoutchouc, très souple, contenue dans un manchon de verre hermétiquement clos; un ajutage latéral, muni d'une pince à pression, permet de distendre légèrement, à la fois la vessie natatoire et l'ampoule sphygmoscopique ainsi conjuguées, en même temps qu'un manomètre à eau mesure la pression, rétablie ainsi artificiellement dans la vessie ». Cette pression est la pression normale déterminée, au préalable, pour chaque sujet en expérience. Un tambour à levier, auquel est relié le manchon du sphygmoscope, inscrit sur un cylindre de Marey les variations de pression. D'autre part, « une ampoule élastique, munie d'une canule de verre, est fixée à la région dorsale de l'animal, en un point tel que la position du centre de gravité sur l'axe longitudinal ne soit pas modifiée; un contre-poids, à la région ventrale, permet de compenser l'allègement. Cette ampoule exploratrice des pressions hydrostatiques est comprimée quand l'animal descend, relâchée quand il monte; reliée à un appareil en tout semblable au précédent, elle fournit un tracé qui ne diffère du tracé de la vessie natatoire que par l'absence des actes musculaires, éléments surajoutés, dont elle est susceptible ».

Des Poissons, paralysés par le curare ou la section de la moelle épinière, sont proménés en tous sens dans l'aquarium. Le tracé de la vessie natatoire et celui de l'ampoule sont rigoureusement superposables. La sensibilité de l'appareil est telle qu'un changement de niveau de 1 centimètre suffit pour que le levier de la vessie natatoire témoigne nettement, d'une modification de la pression intérieure.

L'auteur fit porter ses recherches sur différentes espèces de Poissons physostomes ou physoclistes et pour chacun dans trois conditions différentes.

A. — *Le Poisson a un poids spécifique égal à celui de l'eau :* il se déplace à loisir, nage librement. Le tracé de la vessie est identique et parallèle à celui de l'ampoule hydrostatique.

B. — *Par un contrepoids insuffisant, le Poisson est rendu plus léger que l'eau.* Le Poisson passivement attiré à la surface fait des efforts pour gagner le fond. « Le parallélisme général des deux courbes est conservé, mais un élément se surajoute au tracé de la vessie natatoire : des coups de queue violents, véritables secousses des muscles latéraux, tordant le poisson sur son axe, retentissent sur la vessie et en hérissent le graphique. La pression intérieure augmente donc brusquement à chaque foulée caudale, puis retombe au moment où la nageoire, après avoir fouetté à droite, se recourbe à gauche en passant par l'axe du corps. Point de pression soutenue, précédant ou accompagnant le départ ; mais des efforts brefs et réitérés, après chacun desquels la pression retombe au zéro, si la pression hydrostatique, augmentée par l'immersion du Poisson, ne la maintient à un niveau plus élevé.

C. — *Par un contrepoids trop fort, le Poisson est rendu plus lourd que l'eau.* L'animal entraîné vers le fond cherche à s'élever par de violents coups de nageoire caudale. Les tracés sont parallèles dans leur ensemble, celui de la vessie présentant, comme dans le cas précédent, des accidents ; mais dont la discordance est ici le caractère frappant : « au lieu de dilater sa vessie pour favoriser son ascension, le Poisson la comprime vivement, à chaque contraction, et l'effet produit est identique, qu'il tende vers la surface ou vers la profondeur ».

D'ailleurs, ces brusques variations de volume déterminent l'application au centre de gravité d'une force, qui dans aucun cas n'atteint 0 gr. 50, et cette force si faible n'agit que pendant 5 à 6 centièmes de seconde, durée moyenne du raccourcissement de la fibre musculaire.

De l'ensemble des recherches de A. MOREAU et de CHARBONNEL-SALLE, il résulte donc que la vessie natatoire ne présente, en aucun cas, de modifications actives de volume, susceptibles de produire des changements de niveau du Poisson. Elle subit passivement les

variations de la pression extérieure. Ses parois étant — du moins chez les Poissons étudiés — dépourvues d'éléments contractiles, les alternatives de resserrement et de dilatation, sur lesquelles se fondait la théorie de BORELLI, ne pourraient être produites que par l'action des muscles des parois latérales du corps. Les recherches de CHARBONNEL-SALLE ont exactement précisé, dans quelle mesure ces derniers pouvaient intervenir : ils ne produisent que des diminutions de volumes infimes et très brèves, simple retentissement sur le réservoir gazeux des secousses musculaires, *n'ayant en aucun cas la signification d'un mécanisme régulateur de la locomotion.*

Cependant, A. JÆGER [50] en 1903 n'admit pas cette pure passivité de la vessie natatoire et s'efforça de démontrer qu'elle était le siège de variations actives. A. JÆGER se demande tout d'abord « *quel service* la vessie natatoire peut rendre au Poisson, dans la montée ou la descente » ou lorsqu'il s'arrête, au cours de ses déplacements, pour séjourner à un niveau supérieur. « En ce qui concerne ce dernier cas, dit-il, il est clair qu'un Poisson, qui est en train de monter et qui veut interrompre subitement ce mouvement, *doit diminuer momentanément sa vessie*, pour lui rendre le volume qu'elle possédait auparavant. Sinon, il continuerait à s'élever de lui-même. Il est évident que, pour produire une si rapide variation de volume, les organes sécréteurs ou absorbants de la vessie ne peuvent être mis en cause, car leur fonctionnement est relativement beaucoup trop lent. Au contraire, *le Poisson peut par contraction musculaire comprimer sa vessie ou la dilater par relâchement.* S'il veut séjourner à un niveau plus élevé, c'est là pour lui la seule possibilité d'échapper à la suite de l'ascension, tandis que, si, après la montée, il veut brusquement descendre au fond, il a encore à son service la force de ses nageoires. Dans la suite, la vessie s'adapte à la nouvelle hauteur choisie, par une absorption ou une sécrétion d'oxygène ; mais il faut toujours au commencement une action musculaire ». A. JÆGER paraît limiter cette intervention musculaire au cas où le Poisson s'arrête au cours de son ascension ; mais c'est la théorie de BORELLI tout entière, qu'il réédite lorsqu'il affirme « que des Cyprins montent ou descendent tout à fait perpendiculairement sans mouvement *appréciable* des nageoires, fait qui n'est explicable que par une régulation musculaire ».

Il est vrai que les considérations théoriques, émises par A. JÆGER

sont contraires aux faits expérimentaux découverts par A. MOREAU et CHARBONNEL-SALLE, mais cet auteur entreprend la critique de leurs recherches. En ce qui concerne les expériences de CHARBONNEL-SALLE, A. JÆGER ne paraît en avoir eu connaissance que par la note que cet auteur publia dans les *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* (1887) (ce travail est le seul indiqué par JÆGER dans son Index bibliographique) et non par le mémoire détaillé, paru la même année dans les *Annales des Sciences naturelles*. « Les expériences de CHARBONNEL-SALLE, sont, nous dit A. JÆGER, beaucoup trop compliquées ; elles entravent beaucoup trop les mouvements volontaires du Poisson pour que leurs résultats puissent avoir la valeur d'une démonstration irréfutable ».

Après cette critique superficielle des recherches, pourtant si précises de CHARBONNEL-SALLE, A. JÆGER entreprend de faire le procès de celles de A. MOREAU : « Si MOREAU, dit-il, voulait démontrer que seule la pression extérieure, qui pèse sur le Poisson, régit le volume de sa vessie, il devait établir qu'il existe un rapport mathématique entre cette pression et le volume de la vessie , il montre seulement que, par suite d'un changement de hauteur, la vessie se dilate ou se resserre. Quelle est la part d'activité du Poisson ? C'est ce que l'expérience ne peut révéler ». En ce qui concerne la première expérience de MOREAU (Expérience A) : « le Poisson, dit-il, ne pouvait se mouvoir librement, mais il montait ou descendait, suivant le sens de la variation de la pression atmosphérique. Que le Poisson sous une pression constante ne change pas de niveau, cela n'a rien d'étonnant, si l'on prend en considération l'appareil qui lui est imposé et qui le met dans une situation toute artificielle et anormale. D'ailleurs il faudrait toujours savoir si le Poisson a cherché à changer de niveau ».

A. JÆGER a, d'ailleurs, lui aussi, cherché la solution expérimentale du problème : « Pour montrer que les Poissons peuvent modifier leur volume par action musculaire, j'endormis des Poissons (*lesquels ?*) dans l'éther et observai comment ils se comportaient pendant le réveil et le sommeil ». Si on prend soin de débarrasser le Poisson des bulles d'air qu'il peut conserver dans sa gueule, on constate que Poissons à vessie simple ou à vessie double tombent au fond et restent couchés sur le flanc ou sur le dos. « *En se réveillant, ces Poissons, tels que la Perche, se retournaient peu à peu dans leur position normale, le dos en haut, sans faire le plus*

petit mouvement de nageoires. La seule explication est que, pendant la narcose, une contraction réflexe de la vessie s'était produite et que le poids spécifique, par suite la position d'équilibre avaient été troublés. Placés sous la pression de l'eau, ces Poissons devaient tomber au fond ».

Employant un dispositif analogue à celui dont se servit MOREAU pour sa deuxième expérience, A. JÆGER place une Perche endormie par l'éther dans un vase clos, muni d'un tube fin à l'intérieur duquel l'eau s'élève à un certain niveau. « Lorsque le Poisson revint à lui et se retourna peu à peu, le ménisque monta dans le tube, signe que la Perche augmentait bien son volume ; ce qui n'était possible que par un agrandissement de sa vessie, seule partie compressible de son corps. Il est donc irréfutable, que les Poissons peuvent faire varier le volume de leur vessie, par une action musculaire ».

Le désaccord entre les résultats des recherches de A. MOREAU et de CHARBONNEL-SALLE d'une part, et ceux des expériences de A. JÆGER d'autre part, m'a engagé à rechercher quelle était la valeur des critiques formulées par ce dernier auteur contre les investigations de ses prédécesseurs et à reprendre avec précision les expériences sur lesquelles il appuie ses conclusions.

Avant d'entreprendre l'exposé de mes expériences, il est nécessaire d'envisager, au point de vue théorique, quel est le rôle que jouerait la vessie natatoire dans la locomotion du Poisson, d'après les résultats annoncés par MOREAU et par CHARBONNEL-SALLE.

Considérons un Poisson privé de vessie natatoire : ses tissus étant plus lourds que l'eau, en quelque niveau qu'il se trouve, son poids spécifique est supérieur à celui du milieu ; il ne peut se déplacer ou se soutenir à un certain niveau, qu'à l'aide de mouvements incessants de ses nageoires. Chaque fois que ceux-ci cessent, il tombe et ne peut trouver une position d'équilibre que sur le fond.

Soit au contraire un Poisson pourvu d'une vessie natatoire et envisageons ce qui se passe lorsqu'il se déplace au sein de l'eau qui possède, à tous les niveaux, la même densité. Supposons, pour prendre un cas simple, qu'il s'agisse d'un Poisson mort ou paralysé par le curare ou la section de la moelle. Ce Poisson pèse un certain poids invariable, qui est égal au poids d'une masse d'eau occupant un certain volume V . Si la distension de la vessie est telle, que, placé à la surface, ce Poisson ait un volume supérieur à V , le Poisson flotte. Enfonçons-le progressivement. La pression extérieure

qui s'exerce sur sa vessie s'accroît de la quantité mesurée par la hauteur de la colonne d'eau parcourue : le volume de la vessie diminue progressivement et tend à donner au Poisson tout entier le volume V . Pour un certain niveau, le Poisson possède ce volume, c'est-à-dire a exactement la même densité que l'eau : il est en équilibre. C'est ce niveau que MOREAU a appelé *le plan des moindres efforts*. Ce niveau est variable pour chaque Poisson ; il dépend de deux facteurs : la masse du corps de l'animal et le volume de sa vessie, mesuré sous la pression atmosphérique.

Supposons que ce plan d'équilibre se trouve à la profondeur de 10 mètres. Le Poisson est soumis à une pression extérieure égale à la pression atmosphérique qui s'exerce à la surface de l'eau, plus une colonne d'eau de 10 mètres, dont le poids est sensiblement égal à la pression d'une atmosphère. Sous cette pression de deux atmosphères, la vessie natatoire a un certain volume V .

Amenons le Poisson à la surface ; sa vessie occupe un nouveau volume V' sous une pression égale à une atmosphère

$$V' = V \cdot \frac{2}{1} = 2 V.$$

Si l'extensibilité de la vessie était infinie et était régulièrement proportionnelle à la variation de pression, la vessie aurait donc un volume double du volume primitif.

Inversement, si un Poisson passe de la surface à 10 mètres de profondeur, le volume de sa vessie se réduit de moitié.

Mais les variations de volume n'ont plus les mêmes valeurs si l'on considère un Poisson qui s'élève ou s'abaisse par rapport à un certain niveau (A. MOREAU).

Soit en effet un Poisson, situé à 100 mètres de profondeur : il supporte 10 fois 10 mètres d'eau plus la pression atmosphérique, c'est-à-dire une pression de 11 atmosphères. Sa vessie a un certain volume V . Supprimons 100 mètres d'eau. Le volume V' devient

$$V' = V \times \frac{11}{11 - 10} = 11 V.$$

Ajoutons 100 mètres d'eau ; le volume V'' devient

$$V'' = V \times \frac{11}{11 + 10} = \frac{11}{21} V$$

Ainsi, tandis que dans le premier cas, le volume de la vessie est devenu 11 fois plus grand, il ne devient dans le second que la moitié du volume primitif.

Chaque fois qu'un Poisson situé dans son plan d'équilibre se trouve déplacé par une impulsion initiale, de part ou d'autre de ce plan, son volume devient plus petit ou plus grand que celui qu'il possédait, c'est-à-dire que son poids devient plus lourd ou plus léger. Mais, comme l'eau possède à tous les niveaux la même densité, la différence entre cette densité et celle du Poisson augmentant de plus en plus, la force appliquée au centre de poussée s'accroît de même et le Poisson s'abaisse ou s'élève d'un mouvement uniformément accéléré.

Considérons maintenant un Poisson vivant, en équilibre dans le plan des moindres efforts. S'il s'écarte un tant soit peu de ce plan par un coup de nageoire, il continuera à monter ou à descendre de lui-même. Mais cette facilité peut devenir un danger. Arrivé à un certain niveau, le Poisson s'efforcera de regagner, par de vigoureux mouvements de ses nageoires, son plan d'équilibre; mais il peut être entraîné à un niveau tel que les efforts de ses appendices locomoteurs ne puissent plus triompher de la poussée qui tend à l'écarter de plus en plus de son plan d'équilibre, et il doit subir passivement le mouvement commencé. Le danger est moins grand, ainsi que l'indique le calcul, lorsque le Poisson s'abaisse que lorsqu'il s'élève. On sait que les Poissons pêchés à de grandes profondeurs arrivent à la surface avec une vessie extrêmement distendue: s'ils se décrochent au moment où ils arrivent à la surface ou un peu avant, ils restent à la surface, flottant le ventre en l'air, ou continuent à monter jusqu'à ce qu'ils l'aient atteinte (A. MOREAU).

Il résulte de ces considérations théoriques que, si la vessie ne subit que des variations passives de volume: 1^o elle donne au Poisson, à un certain niveau, une densité égale à celle de l'eau; 2^o elle facilite l'ascension ou la descente lorsque par une impulsion primitive le Poisson s'est écarté de ce plan d'équilibre. Par contre, si les mouvements de l'animal de part et d'autre de ce plan dépassent une certaine amplitude maxima, il ne peut réagir et il est entraîné passivement dans le sens du mouvement commencé.

Revenons maintenant aux recherches expérimentales de A. JÆGER.

I. — *Dans une première série d'expériences, JÆGER endormait des Poissons par l'éther et constatait que, plongés dans l'eau, ils tombaient tous au fond.* Ce phénomène, qui indique une diminution

de volume de la vessie, pourrait être dû, soit à une résorption des gaz vésicaux (phénomène normal, ainsi que nous le verrons plus loin) favorisée par les modifications circulatoires dues à l'anesthésique, soit à une contraction musculaire. Pour JÆGER il ne pourrait s'agir que de ce dernier mécanisme.

J'ai répété les expériences de cet auteur ; malheureusement, dans la relation de ses recherches, il n'indique ni sur quels Poissons il opérait, ni comment il les endormait, ni aucune autre condition.

Les Poissons, que j'ai endormis, étaient plongés dans un bocal renfermant de l'eau éthérée ou chloroformée : pour la préparer je faisais barbotter dans cette eau un courant d'air chargé de vapeurs anesthésiques. Au bout d'un temps variable, le Poisson cessait progressivement de mouvoir ses nageoires, en même temps que les mouvements respiratoires devenaient faibles, mais réguliers. Le Poisson était alors transporté dans une haute cuve contenant de l'eau à la même température. Je ne suis toujours assuré avec soin qu'il n'y avait pas de bulle d'air dans le pharynx ou sous les opercules.

Expérience 1. — 21 mars. — Une Ablette (*Alburnus lucidus* HECK.) vivant depuis plusieurs jours dans un aquarium où l'eau s'élève à 35 centimètres est endormie dans l'eau chloroformée. Anesthésie complète au bout de 15 minutes. Transporté dans l'eau pure, le Poisson flotte à la surface.

Il est alors enfoncé lentement jusqu'à une profondeur de 10 centimètres : abandonné à lui-même, il remonte à la surface avec une vitesse croissante. Enfoncé à 15 centimètres, il continue à descendre pour rester couché sur le fond. Par tâtonnements on constate qu'amené à 13 centimètres de profondeur, il reste suspendu dans ce plan, qui est son plan d'équilibre. L'expérience est répétée plusieurs fois avec le même résultat. Au bout de 20 minutes le Poisson se réveille et fait quelques mouvements de nageoires.

Expérience 2. — 30 mars. — Un petit Gardon (*Leuciscus rutilus* LIN.) est endormi dans l'eau chloroformée. Porté dans l'eau pure, il flotte à la surface : enfoncé jusqu'à 24 centimètres de profondeur, il remonte toujours à la surface ; enfoncé à 26 centimètres, il continue à descendre jusqu'au fond, où il reste couché sur le flanc. Le plan d'équilibre est à 25 centimètres. Au bout de 15 minutes, il se réveille.

Expérience 3. — 23 mars. — Une Ablette (*Alburnus lucidus* HECK.) est endormie dans l'eau chloroformée. L'anesthésie est complète au bout de 15 minutes. Déposé avec précaution dans l'eau pure, le Poisson flotte à la surface, le ventre en l'air. Enfoncé à 10 centimètres de profondeur, il remonte à la surface ; amené à 15 centimètres, il continue à descendre jusqu'au fond. A 13 centimètres, il reste immobile sans descendre, ni monter. Le Poisson ne se réveille pas. Au bout d'une demi-heure, le cœur ne battait plus.

Expérience 4. — 23 mars. — Un Cyprin doré (*Carassius auratus* LIN.) est endormi dans l'eau chloroformée. Au bout d'un quart d'heure l'anesthésie étant complète, il est transporté dans l'eau pure. Amené au fond du bocal, c'est-à-dire à une profondeur de 40 centimètres, il remonte toujours à la surface. Son plan d'équilibre est donc situé plus profondément. Il est 11 h. 45. A 12 heures le Poisson est toujours endormi, les mouvements des ouïes sont normaux. Enfoncé à 28 cent. de profondeur, il remonte à la surface ; amené à 29 cent. il gagne le fond. Il a donc maintenant un plan d'équilibre situé à 28 cent. 5 de profondeur. A 12 h. 5, très légers mouvements isolés des nageoires. A 12 h. 10, enfoncé à 20 cent. il remonte à la surface ; à 22, il descend. Le plan d'équilibre est à 21. Puis ce plan se trouve à 17 cent. de profondeur, puis à 12 cent. A ce moment (12 h. 15), le Poisson se met à nager : il est réveillé.

Expérience 5. — 28 mars. — Un Goujon (*Gobio fluviatilis* FLEM.) qui depuis plusieurs jours vivait dans l'aquarium, reposant sur le fond, est endormi dans l'eau chloroformée. Transporté dans l'eau pure, il tombe toujours au fond le ventre en l'air quel que soit le niveau auquel on l'abandonne. Au moment du réveil, légers mouvements des nageoires pectorales, puis brusque foulée de la nageoire caudale, qui le remet en situation normale.

Expérience 6. — Une Perche (*Perca fluviatilis* ROND.) endormie dans l'eau chloroformée et mise dans l'eau pure flotte à la surface, le ventre en l'air. Enfoncée à 6 centimètres, elle remonte ; amenée à 8 cent. elle continue à descendre et gagne le fond, où elle reste couchée sur le flanc.

Dans une autre série d'expériences faites avec de l'eau éthérée, les résultats ont été identiques. Il en résulte que, mort ou endormi, le Poisson se trouve en équilibre dans un certain plan ; amené au-dessus

ou au-dessous de ce plan, il continue à s'en éloigner avec une vitesse croissante. Mais le niveau du plan d'équilibre est variable suivant les Poissons et suivant les individus. D'une façon générale les Poissons de surface (Ablette, Gardon), ont un plan d'équilibre profondément situé. Au contraire, les Poissons de fond, tels que les Goujons, ont un plan d'équilibre très proche de la surface.

Ces résultats sont donc en contradiction avec ceux annoncés par JÆGER. Cependant, s'il a expérimenté surtout sur des Poissons de fond, ou s'il n'a pas pris soin de déposer avec précaution les Poissons anesthésiés à la surface, il a pu leur faire franchir d'emblée leur plan d'équilibre et, se trouvant au-dessous, ils ont dû continuer à descendre et demeurer au fond. Ainsi s'expliquerait son erreur.

II. — A l'appui de la soi-disant « *contraction réflexe de la vessie pendant la narcose* », JÆGER allègue l'augmentation de volume qu'il aurait observée au réveil et qu'il interprète comme la cessation de cette contraction. Ici encore, l'auteur ne nous donne aucun renseignement sur les conditions de ses expériences. Au lieu d'indiquer les animaux sur lesquels il a opéré, il en cite un seul, avec une sorte de restriction : « En se réveillant, ces Poissons, *tels que la Perche*, se retournaient peu à peu dans leur position normale, le dos en haut, sans faire le plus petit mouvement de nageoires ». Comme je n'ai jamais observé ce phénomène, que j'ai toujours vu le réveil s'annoncer par des mouvements isolés et non coordonnés des nageoires pectorales, puis le Poisson se retourner par de violents coups de queue et n'y arriver parfois qu'après plusieurs essais infructueux, je me demande de quelle manière JÆGER a opéré. Même silence en ce qui concerne la durée des expériences, le temps que met le Poisson à se réveiller, la façon dont il a été endormi.

Quoiqu'il en soit, j'ai entrepris de refaire ces expériences le plus minutieusement possible et je me suis convaincu que l'anesthésie créait des conditions anormales complexes, dont l'analyse est des plus délicates. Je rapporterai d'abord ces expériences et je discuterai ensuite l'interprétation qu'on en peut donner.

Les Poissons sont endormis dans l'eau éthérée (eau dans laquelle on a fait barbotter un courant d'air chargé de vapeurs d'éther) puis placés dans un bocal hermétiquement clos et rempli d'eau. Un tube fin horizontal, courbé à angle droit, traverse le bouchon. A l'intérieur de ce tube, se déplace le ménisque qui indiquera les variations de

volume du système. Un tube à entonnoir muni d'un robinet sert à amener le ménisque à un niveau convenable et permet d'expurger les dernières bulles d'air que l'appareil pourrait renfermer. Le ménisque se déplace devant une règle graduée en centimètres.

Expérience 7. — 18 avril. Une Tanche (*Tinca vulgaris* Cuv.) est enfermée dans le récipient clos. Le ménisque est à la division 10 de la règle graduée. Au bout de quelques minutes, le Poisson commence à remuer les nageoires, puis se retourne d'un violent coup de queue. Le ménisque est à 9. Le Poisson commence à nager : en cinq minutes le niveau recule jusqu'à la division 5, 5.

A ce moment le ménisque revient brusquement à 6 et quelques secondes après le Poisson expulse une bulle d'air.

Il continue à expulser ainsi une série de bulles et chaque fois, cette expulsion est annoncée par un brusque mouvement en avant du ménisque. Celui-ci arrive ainsi à la division 12 et reste fixe pendant 15 minutes entre 11, 8 et 12, 3. Le Poisson expulse encore quelques bulles et le niveau atteint 14. L'expérience dure alors depuis une heure.

Expérience 8. — Une Tanche, mise dans un récipient, flotte, en position oblique, la tête en haut. On note les niveaux du ménisque de minute en minute.

			Division de la règle graduée.	
3 heures,	8		9	
3 »	9		9,1	
3 »	10		9.	
3 »	11		8,9	
3 »	12		8,8	légers mouvements de queue.
3 »	13		8,75	
3 »	14		8,7	
3 »	15		8,7	
3 »	16		8,65	mouvements plus marqués.
3 »	17		8,6	
3 »	18		8,6	
3 »	19		8,6	
3 »	20		8,6	Le Poisson, toujours vertical, tend à
3 »	21		8,65	s'engager dans le goulot du flacon.
3 »	22		8,7	

Le niveau du ménisque est ramené à 9, en même temps que le Poisson est repoussé hors du goulot.

3 heures, 29	9	Le Poisson nage.
3 » 30	8,5	
3 » 31	8,1	
3 » 32	7,5	
3 » 33	7	
3 » 34	6,5	
3 » 35	6,2	
3 » 36	5,9	
3 » 37	5,9	
3 » 38	6,3	
3 » 39	6,6	
3 » 40	6,75	
3 » 41	6,8	
3 » 42	6,8	
3 » 43	6,5	
3 » 44	6,3	
3 » 45	6,2	
3 » 46	6,4	
3 » 47	6,7	
3 » 48	6,8	
3 » 49	7	
3 » 50	7	
3 » 51	7,1	
3 » 52	7,1	
3 » 53	7,2	
3 » 54	8	(Le Poisson expulse une bulle d'air).
3 » 55	8,1	
3 » 56	8,2	
3 » 57	8,5	
3 » 58	9,5	(expulsion d'une bulle d'air).
3 » 59	9,45	
4 heures,	11,	(expulsion de bulles d'air).
4 » 1	10,5	
4 » 2	10,7	
4 » 3	11,2	
4 » 4	11,5	
4 » 5	11,6	

4 heures, 6 11,65

4 » 7 11,9

L'expérience est arrêtée.

Expérience 9. — Un Gardon (*Leuciscus rutilus* LIN.) flotte endormi à la surface du bocal.

5 heures, 29 9,5

5 » 30 9,55

5 » 31 9,6 Le Poisson se retourne et commence à nager.

5 » 32 9,5

5 » 33 9,45 Le Poisson, après s'être redressé, retombe sur le flanc.

5 » 34 9,4

5 » 35 9,1 Le Poisson se redresse et nage en situation normale.

5 » 36 8,7

5 » 37 8,4 — 9 Expulsion d'une bulle d'air.

5 » 38 9 — 10 Expulsion d'une bulle d'air.

5 » 39 9,9

5 » 40 9,6

5 » 41 9,6

5 » 42 9,6

5 » 43 9,9

5 » 44 10,4

5 » 45 10,6

5 » 46 11,2

5 » 47 11,5

5 » 48 11,7

5 » 49 12,

5 » 50 12,1

Lorsqu'il expulse de l'air, le Poisson manifeste une violente agitation.

Expérience 10. — Une Perche (*Perca fluviatilis* ROND.) est transportée à 4 h. 35 dans le récipient. Son plan d'équilibre déterminé au préalable est très voisin de la surface. On le lui fait franchir et elle gagne le fond, sur lequel elle reste couchée sur le flanc. Le ménisque est à la division 8.

A 4 h. 45, légers mouvements des nageoires pectorales ; puis peu

après des mouvements plus brusques la détachent du fond et l'animal s'élève de 1 centimètre, en même temps qu'il se retourne. A ce moment le niveau qui était à 8, passe à 8,5 et y demeure. Puis l'animal se met à nager et le niveau suit alors fidèlement les variations de volume consécutives.

Le tube dans lequel l'index se déplaçait, avait 0^{mm}, 755 de diamètre intérieur. Le 1/2 centimètre de déplacement en longueur de l'index correspond, dans ces conditions, à une augmentation de volume de 2 ^{mc}3, 236.

Le simple déplacement de l'animal était capable de produire, en supposant la vessie parfaitement extensible, une augmentation de volume de 28 ^{mm}3, ce qui correspond à une course de l'index mesurée par 6 cent. 2 de longueur.

Je ne relaterai, parmi les très nombreuses expériences que j'ai faites, avec le même résultat, que ces trois expériences qui se rapportent à trois Poissons différents.

En ce qui concerne la Perche, il y a eu au réveil une augmentation de volume insignifiante, qui est expliquée largement par l'élévation du Poisson au moment de son réveil.

Les expériences faites sur la Tanche et le Gardon montrent :

1^o Que le Poisson au moment où il se réveille, fait quelques mouvements de nageoires, puis se retourne par une brusque foulée caudale.

2^o Que, au moment où il se réveille, son volume diminue assez rapidement.

3^o Que cette diminution est suivie de l'expulsion de bulles d'air, dont la détente fait remonter le niveau de l'index.

4^o Que pendant un long temps après, le volume continue à augmenter lentement.

En ce qui concerne la diminution de volume observée, ce fait est à rapprocher de ce qui est relaté dans l'expérience 4, où un Cyprin doré devient de plus en plus lourd et se trouve en équilibre dans un plan de plus en plus proche de la surface, à mesure qu'il se réveille. Ce phénomène me paraît être en rapport avec la récupération de la tonicité musculaire des parois du corps, diminuée pendant l'anesthésie.

D'autre part, l'expulsion de nombreuses bulles de gaz témoigne que la pression a augmenté à l'intérieur de la vessie. Ce gaz ne vient

pas en effet de l'intestin et n'existe pas avant le réveil dans le pharynx du Poisson, ainsi que je m'en suis assuré. Il est donc expulsé par le canal pneumatique. Sitôt qu'il arrive dans le pharynx, il n'est plus soumis à la forte pression qui règne dans la vessie et se détend, faisant brusquement se déplacer en avant le ménisque. Mais d'où vient ce gaz ? On sait qu'il s'établit un échange incessant entre les vaisseaux qui irriguent la vessie natatoire et le contenu gazeux de cet organe. Ces échanges sont réglés surtout par les modifications du système vasculaire. Or, dans le sang se trouve dissous de l'éther sous une assez forte tension, et, comme ce gaz produit une vaso-dilatation intense, il est logique de penser qu'une partie est déversée dans le réservoir vésical. La pression va donc croître à l'intérieur de la vessie.

Chez un Poisson normal, lorsque le contenu gazeux de la vessie augmente ainsi de tension, une partie du gaz est expulsée par le canal pneumatique, qui joue le rôle de soupape de sûreté. Mais, ainsi que je le montrerai plus loin, le mécanisme d'ouverture de ce canal est supprimé pendant l'anesthésie, et réapparaît au réveil. Ces considérations permettent de comprendre pourquoi c'est seulement en se réveillant, et même un peu après que le Poisson peut expulser le trop plein de sa vessie.

Quant à la lente augmentation de volume qui suit, elle me paraît ne traduire que la continuation du phénomène de diffusion de l'éther dissous dans le sang, à l'intérieur de la vessie aérienne.

On voit combien des expériences, faites dans ces conditions, sont d'interprétation difficile. Non seulement elles permettent d'infirmer l'augmentation de volume subite que JÆGER aurait observée au réveil ; mais elles ne laissent nullement expliquer les phénomènes qu'elles présentent, par des actions musculaires quelconques.

D'ailleurs, l'augmentation de volume que JÆGER aurait observée, sur la Perche, ne suppose pas, comme unique interprétation possible, l'existence d'une décontraction musculaire. Mais cet auteur était naturellement porté à invoquer une action musculaire, puisque, reproduisant après tant d'autres une erreur ancienne, il admet l'existence de fibres contractiles dans la vessie des Cyprins et décrit à cet organe des bandes musculaires et un muscle d'occlusion.

Ni les expériences de JÆGER, ni ses critiques des expériences de MOREAU et CHARBONNEL-SALLE, critiques sur le caractère superficiel desquelles il est inutile d'insister, ne permettent de rejeter les

conclusions de ces deux auteurs, pour restaurer, ainsi que le voudrait JÆGER, la théorie de BORELLI.

Les résultats expérimentaux de MOREAU et de CHARBONNEL-SALLE demeurent intacts et mes recherches ne font que corroborer les conclusions qui se dégagent de leurs travaux. Il me paraît donc établi, d'une façon certaine, que le rôle de la vessie natatoire est tel que l'a défini A. MOREAU :

1° De donner au Poisson la densité de l'eau, à un certain niveau où se trouve son plan d'équilibre.

2° De faciliter, dans une certaine mesure, par les variations passives de son volume, les déplacements en hauteur du Poisson.

CHAPITRE IV

LES DÉPLACEMENTS DU PLAN D'ÉQUILIBRE
DU POISSON

Nous avons vu que la vessie natatoire crée, pour le Poisson, un danger surtout grave lorsqu'il s'élève au-dessus de son plan d'équilibre. Les Physostomes peuvent remédier à la distension croissante de leur vessie en expulsant de l'air par leur canal pneumatique. Mais les Physoclistes subissent une augmentation de volume continue : leur vessie énormément distendue fait hernie par la bouche et peut même éclater.

« L'endroit, écrivait le maître pilote ETIENNE GUILLOU à M. ARMAND MOREAU, où vous avez pêché les Tacauds (*Gadus barbatus*) varie de 4 à 7 brasses de profondeur : par ces fonds, quand on pêche un Tacaud, si on le rejette à la mer, il a de la peine à retourner au fond par la dilatation de sa vessie ; mais si on le pêche à 25 ou 30 brasses, il est impossible qu'il puisse s'enfoncer, il reste et meurt sur l'eau, où il est dévoré par les Goëlands. Souvent les Poissons se décrochent à moitié chemin ; ils ont alors le même sort entraînés à la surface par la dilatation de la vessie ».

Le Poisson, pourvu d'une vessie close, ne peut donc effectuer de part et d'autre de son plan d'équilibre que des mouvements d'une amplitude limitée par la force de ses nageoires. Mais s'il en est ainsi lors des variations brusques de niveau, en est-il de même lors des variations lentes ?

On sait actuellement que le Poisson peut s'adapter à des niveaux variés, en modifiant la quantité de gaz contenue dans sa vessie : il peut ainsi prendre la densité de l'eau à tous les niveaux et s'y mettre en équilibre.

Les recherches de A. MOREAU [62], puis celles de S. BAGLIONI [2] ont mis hors de doute l'existence de ces variations actives, mais lentes, du volume de la vessie natatoire. Lorsque le Poisson gagne un niveau supérieur ou inférieur à son niveau primitif, il en résulte, par suite des changements passifs de son volume, une diminution ou une augmentation de sa densité. L'animal réagit

contre cette variation de son poids spécifique en diminuant ou en augmentant la masse gazeuse contenue dans sa vessie. Les modifications de la densité du Poisson ont été obtenues expérimentalement par divers procédés.

A. — A. MOREAU faisait vivre un Poisson dans un niveau inférieur ou supérieur au niveau primitif.

1^o Une Vieille (*Labrus maculatus*), vivant depuis plusieurs jours à la surface est soumise dans un panier submergé, à l'influence d'une pression de 7 à 8 mètres d'eau, pendant 4 jours. Le volume de l'animal mesuré sous la même pression, avant et après son enfoncement, a subi une augmentation de 8 cent. cubes, 5.

2^o Le Poisson est alors placé dans un bassin de moins de 1 mètre de profondeur. Par suite de l'augmentation de volume de sa vessie, il flotte à la surface. Au bout de 5 à 6 heures, il a déjà subi une réduction de volume de 3^{cc}, 84 ; 24 heures plus tard, seconde diminution de 2^{cc}, 56 ; un jour après, nouvelle diminution de 1^{cc}, 44. Au bout de trois jours, le Poisson a subi une diminution totale de volume égale à 8 cent. c. : il est alors revenu à son état primitif et nage librement à la surface de l'eau.

M. le professeur CH. RICHEL a fait à ce sujet des observations analogues qu'il a bien voulu me communiquer. Il a vu que des Serrans, pêchés à une profondeur de 25 mètres environ, arrivaient à la surface avec une vessie très distendue. Au bout de quelques heures, cette distension avait progressivement diminué. A l'ouverture du corps, la vessie paraissait être le siège d'une congestion intense.

S. BAGLIONI rapporte une observation semblable. Un *Serranus cabrilla*, pêché à 40 mètres de profondeur, fut placé dans l'eau d'un aquarium. Il flottait, le ventre en l'air, très distendu. De temps en temps, il faisait de vifs mouvements, pour tenter de gagner le fond. Il diminua peu à peu de volume. Le diamètre latéral maximum du corps du Poisson qui était de 30^{m/m}, devint au bout de 24 heures égal à 25^{m/m}, après 48 heures à 23^{m/m}, 5. A ce moment le Poisson nageait facilement, en position normale.

B. — Dans ses expériences, S. BAGLIONI rendait le Poisson plus lourd ou plus léger en lui attachant un poids ou un flotteur de liège.

1^o Un *Balistes capriscus* GMEL., qui nageait librement, est alourdi

par un poids de 20 grammes. Malgré les efforts de ses nageoires, il ne peut s'élever et retombe toujours au fond. Au bout de 24 heures, délivré de son lest, il est aussitôt entraîné à la surface, où il flotte, malgré les violents efforts qu'il fait pour gagner le fond. Il avait donc augmenté le volume de sa vessie, pour compenser l'augmentation artificielle de sa densité. Au bout de quelque temps cet excès de volume disparut et le Poisson reprit sa situation normale.

2° Il est alors attaché à un flotteur de liège. Le Poisson fait de violents, mais inutiles efforts pour gagner la profondeur. Au bout de 24 heures, il est débarrassé de son flotteur. Il tombe alors au fond de l'eau. Son volume avait donc diminué. Le diamètre latéral maximum qui avant l'expérience était de $28 \frac{m}{m}$, 7 n'est plus alors que de $25 \frac{m}{m}$, 2. Pour compenser l'allègement dû au flotteur, le Poisson avait subi une augmentation de volume de sa vessie.

C. — S. BAGLIONI fit enfin varier la densité du Poisson en retirant du gaz de la vessie ou en injectant de l'oxygène, à l'intérieur de cet organe, à l'aide d'une seringue de Pravaz.

1° On retire de la vessie d'un *Balistes caprisus* GMEL., quelques centimètres cubes de gaz. Le Poisson tombe au fond et y demeure couché sur le flanc. Il fait de violents efforts pour regagner la surface, mais en vain. Au bout de 24 heures, il nage déjà en position normale; après 48 heures, il a regagné son niveau primitif.

2° On injecte alors dans la vessie de ce Poisson 10 cent. c. d'oxygène. L'animal est entraîné passivement à la surface, malgré ses efforts pour gagner le fond. Le diamètre latéral maximum avant l'injection était de $23 \frac{m}{m}$, 8; après l'injection il est égal à $27 \frac{m}{m}$, 6. Au bout de 24 heures, le Poisson a repris une position normale. Le diamètre latéral maximum est alors égal à $24 \frac{m}{m}$.

Ces trois séries d'expériences donnent des résultats d'une concordance remarquable. Toutes les fois que le Poisson a subi une variation de densité, cette variation est lentement compensée par une variation de la masse gazeuse renfermée dans sa vessie. Dans les expériences des séries A et C, le changement de densité était dû à des variations de volume de la vessie: c'est le cas du Poisson qui s'élève ou s'abaisse dans l'eau. Dans les expériences de la série B, le volume de la vessie ne subissait que de faibles variations (dues à l'enfoncement ou à la flottaison à la surface du Poisson) et les changements de densité étaient réalisés par l'augmentation ou la

diminution du poids du corps. C'est le cas d'un Poisson à jeun et qui avale une proie volumineuse.

En ce qui concerne les Physostomes, on sait que la diminution de volume de la vessie est obtenue par l'évacuation de gaz par le canal pneumatique. Ce canal ne peut être utilisé, ainsi que je le démontrerai plus loin, pour le phénomène inverse, c'est-à-dire la pénétration de l'air atmosphérique dans la vessie. De même que les Physoclistes, les Physostomes peuvent augmenter le volume de leur vessie, par un accroissement de la quantité de gaz qu'elle renferme.

MOREAU plaçait une Tanche dans un bocal plein d'eau, sous la cloche de la machine pneumatique. Sous l'influence de la décompression, des bulles du gaz de la vessie s'échappaient, sorties par le canal pneumatique. Lorsque la presque totalité des gaz de la vessie est ainsi extraite, on laisse rentrer l'air dans la cloche. Sous le poids de la pression atmosphérique rétablie, le Poisson tombe lourdement au fond. On le transporte dans un bassin, où l'eau est renouvelée incessamment. Un dispositif met le Poisson dans l'impossibilité de sortir sa tête hors de l'eau. « Au bout de quelques jours, et pour certaines espèces de quelques heures, le Poisson commence à nager plus librement ; je juge à ce signe que la vessie natatoire s'est remplie d'un air nouveau, air qui n'a pu être emprunté à l'atmosphère. »

Nous voyons que le Poisson n'est pas condamné à rester dans un certain niveau, de part et d'autre duquel il ne pourrait que légèrement s'écarter. Il peut changer le niveau pour lequel il est en équilibre, en modifiant lentement la quantité de gaz contenue dans sa vessie. Il reste à rechercher quels sont les organes capables de déverser ce gaz nouveau à l'intérieur de l'organe ou de résorber celui qui est en excès, à préciser aux dépens de quel élément gazeux se font ces modifications et par quel mécanisme. Mais il est nécessaire auparavant d'étudier quels sont les gaz que renferme normalement la vessie natatoire, quelle est leur origine et sous quelles influences ils peuvent varier.

CHAPITRE V.

**LE CONTENU GAZEUX DE LA VESSIE
NATATOIRE. — SON ORIGINE ET SES VARIATIONS.**

En 1668, NEEDHAM [67] émit l'hypothèse que les gaz contenus dans la vessie étaient sécrétés en son intérieur, par les vaisseaux qui irriguent l'organe. Mais bientôt, les naturalistes, frappés de l'existence du canal pneumatique, qu'ils considéraient comme homologue de la trachée-artère des Vertébrés aériens, pensèrent que ce canal permettait au Poisson de faire pénétrer de l'air atmosphérique dans sa vessie. Cette opinion, adoptée par BORELLI, fut développée par REDI [80]. Une semblable origine du contenu gazeux de la vessie ne pouvait être admise, en ce qui concerne les Poissons physoclistes, chez lesquels le canal pneumatique est précocement transformé en un cordon fibreux. Aussi DELAROCHE [28], FISCHER [35], et PERRAULT adoptèrent-ils une opinion analogue à celle de NEEDHAM.

On sait aujourd'hui que les gaz de la vessie proviennent des gaz du sang. Les uns (azote, gaz carbonique) y pénètrent par simple diffusion tandis que l'oxygène est sécrété par une glande spéciale.

Je démontrerai plus loin que le canal pneumatique, du moins chez les Cyprins, s'il permet la sortie de l'air intravésical, ne sert jamais à la pénétration de l'air atmosphérique à l'intérieur du sac gazeux. D'ailleurs, l'analyse chimique des gaz de la vessie montre que l'air intravésical n'a pas du tout la composition de l'air atmosphérique.

PRIESTLEY et FOURCROY [36], sont, je crois, les premiers auteurs qui aient cherché à établir la nature chimique des gaz contenus dans la vessie natatoire. En 1797, BRODBELT [15] signala la haute proportion d'oxygène, qu'il avait rencontrée dans l'air de la vessie natatoire d'un grand Espadon. Mais ce sont surtout les recherches de BIOT, ERMAN, HUMBOLDT et PROVENÇAL, DELAROCHE, et CONFIGLIACHI, qui nous ont donné sur la question les plus précieux renseignements. Tous ces auteurs sont d'accord pour reconnaître que les éléments gazeux renfermés dans la vessie sont précisément ceux de l'air atmosphérique : azote, oxygène et gaz carbonique. Mais

la proportion de chacun de ces gaz est bien différente de celle qui existe dans l'air atmosphérique et, d'autre part, varie considérablement suivant les Poissons étudiés.

BIOT [6] constata que l'oxygène et l'azote sont les principaux éléments de l'air intravésical, tandis que le gaz carbonique ne s'y rencontre qu'en très faible proportion. La quantité d'oxygène est très variable. Tandis que chez quelques Congres, Biot trouvait de l'azote presque pur (0,5 % d'oxygène), chez d'autres individus de même espèce la proportion d'oxygène s'élevait à 78,9 et même 87,4 %. Chez les Trigles, on rencontre jusqu'à 91,9 %. Biot crut remarquer *un rapport entre la teneur en oxygène de l'air vésical et la profondeur à laquelle se trouvait l'animal*. Pour les Poissons pêchés à de petites profondeurs, la proportion d'oxygène est en moyenne de 27 centièmes, tandis qu'elle dépasse 70 centièmes pour les Poissons pêchés à de grandes profondeurs. La quantité d'oxygène augmenterait donc avec la profondeur.

ERMAN [34] signala aussi des différences dans la teneur en oxygène de la vessie, chez des Poissons de même espèce. C'est ainsi que chez le Brochet, la teneur en oxygène qui fut parfois de 0,3 % atteignait ordinairement 9 à 14 %, exceptionnellement 24 %. L'auteur ne put dégager aucun rapport entre ces variations et les conditions biologiques des Poissons.

PROVENÇAL ET HUMBOLDT [76] trouvèrent chez des Poissons d'eau douce (Anguille, Carpe) des proportions d'oxygène peu élevées, inférieures même parfois à celle de ce gaz dans l'air atmosphérique.

CONFIGLIACHI [20], qui fit un nombre considérable d'analyses, remarqua, de même que Biot, la grande quantité d'oxygène qu'on rencontre dans la vessie des Poissons, pêchés à de grandes profondeurs. Il fut, en outre, conduit à penser que la proportion d'oxygène variait suivant les saisons, était plus élevée en automne qu'au printemps.

DELAROCHE [28] chercha à établir une nouvelle relation : la richesse des gaz de la vessie en oxygène serait plus considérable chez les Poissons de grande taille, que chez les petits individus de même espèce.

Le rapport signalé par Biot entre la profondeur où se trouve le Poisson et la quantité d'oxygène contenue dans sa vessie natatoire est loin de se vérifier toujours. C'est ainsi que RICHARD

[86] put analyser, au cours de la campagne effectuée dans l'Atlantique par la *Princesse-Alice*, le contenu gazeux de la vessie de Poissons vivant à de grandes profondeurs. Un *Serranus cabrilla* pêché à 60 mètres offrait 80,7 % d'oxygène tandis qu'un *Simencheilus parasiticus* pêché à 1.074 mètres en renfermait 78,6 %.

HÜFNER [48] trouva que des *Coregonus acronius*, pêchés au fond de la mer avaient leur vessie remplie de gaz azote presque pur. La divergence des résultats montre que les facteurs qui conditionnent la quantité d'oxygène dans l'air vésical sont multiples.

En 1876, A. MOREAU étudia expérimentalement les variations du contenu gazeux de la vessie natatoire. Il se proposa successivement de faire diminuer la quantité de gaz, puis de faire croître cette même quantité à l'intérieur de la vessie. Tout d'abord il fit remarquer que le gaz carbonique ne se rencontrait jamais qu'en très faible proportion et variait très peu, quelles que soient les conditions : son augmentation, même chez l'animal mort asphyxié, est insignifiante.

A. *Diminution de la quantité de gaz.* — Dans une première série d'expériences, MOREAU soumit à l'asphyxie, dans une eau non aérée, des Perches, Poissons qui contiennent normalement 19 à 25 % d'oxygène dans leur vessie natatoire : dans ces conditions, presque tout l'oxygène disparut et la vessie renfermait, après la mort, plus de 95 % d'azote. Chez les Tanches et les Carpes, la mort se produit avant que l'oxygène, qui est ordinairement en quantité faible (10 %) n'ait été complètement épuisé. Dans ces expériences, la diminution de volume de la vessie est due à une diminution de la quantité d'oxygène qu'elle renfermait.

S. BAGLIONI [2] injecte dans la vessie d'un *Balistes capriscus* GMEL. 10 cent. cubes d'oxygène. Le diamètre latéral maximum passe de 23 $\frac{m}{m}$, 8 à 27 $\frac{m}{m}$ 6. Ainsi dilaté, le Poisson flotte à la surface de l'eau, couché sur le flanc. 24 heures plus tard, il a résorbé le gaz en excès et nage en position normale. Trois jours après, on retire avec une seringue 9 cent. cubes de gaz et on injecte 19 cent. cubes d'air atmosphérique. L'augmentation de volume est la même que précédemment, mais la résorption est infiniment plus lente. Le diamètre latéral maximum qui atteint après l'injection 27 $\frac{m}{m}$, mesure 25 $\frac{m}{m}$, 6 au bout de 24 heures et 25 $\frac{m}{m}$, 3 jours après. Le Poisson a résorbé l'oxygène contenu dans l'air ($\frac{1}{5}$ du volume total de l'air injecté), mais paraît incapable d'épuiser rapidement l'excès d'azote.

B. *Augmentation de la quantité de gaz.* — A. MOREAU put établir que, toutes les fois que le contenu gazeux de la vessie augmentait, cet accroissement se faisait à peu près exclusivement aux dépens du gaz oxygène.

Des Perches dont le contenu gazeux renferme 19 à 25 % d'oxygène sont ponctionnées sous l'eau : une certaine quantité de gaz est ainsi retirée de la vessie. Au bout de 10 jours, on trouve une proportion d'oxygène de 40 à 65 %.

Une Vieille (*Labrus variegatus*) renferme dans sa vessie 19 % d'oxygène. Une certaine quantité de gaz est retirée par ponction. 24 heures après, la teneur en oxygène atteint 57 %. Une autre *Labrus* offrait dans les mêmes conditions 18 % avant et 85 % 24 heures après la ponction.

Des Grondins vivant dans un bassin peu profond ont 16 % d'oxygène dans leur vessie natatoire. Ils sont immergés dans un panier à 8 mètres de profondeur : 48 heures après leur vessie renferme 52 % d'oxygène.

Le phénomène est plus lent chez la Tanche : 8 Tanches vivent dans un même bassin ; 7 sont tuées et leur vessie renferme en moyenne 8 % d'oxygène. La 8^e, soumise à l'action de la machine pneumatique expulse du gaz de sa vessie. Au bout de quelques jours, elle a reformé une quantité de gaz suffisante pour pouvoir nager facilement. A ce moment sa vessie renferme 60 % d'oxygène.

Il est inutile de multiplier ces exemples ; de l'ensemble des recherches de A. MOREAU et de S. BAGLIONI, se dégage cette conclusion : toutes les fois que, sous une influence quelconque, la quantité de gaz contenue dans la vessie natatoire augmente ou diminue, cette augmentation ou cette diminution est réalisée par une augmentation ou une diminution de la quantité d'oxygène. C'est grâce à cette possibilité de résorption ou d'apport d'oxygène que le Poisson peut en quelques heures se mettre en équilibre dans un plan nouveau et rendre sa densité toujours égale à celle de l'eau.

Ces notions jettent une vive lumière sur les différences observées par les auteurs qui se sont occupés de doser les gaz dans l'air de la vessie natatoire. On comprend qu'un Poisson pêché à la surface contiendra peu d'oxygène dans sa vessie, tandis qu'un individu de même espèce capturé à une grande profondeur en renfermera beaucoup plus. Quant aux Poissons, qui restent toujours au même niveau, par exemple sur le fond de la mer, l'oxygène renfermé dans leur vessie

est progressivement remplacé par de l'azote qui pénètre par simple diffusion. Ainsi s'expliquerait la haute proportion d'azote observée par HÜFNER sur des *Coregonus acronius*.

Sécrétion de gaz oxygène. — Deux faits sont surtout à retenir des recherches précédentes :

1° L'oxygène est le seul gaz qui puisse être rapidement déversé dans la vessie natatoire ou en être retiré rapidement ;

2° La proportion d'oxygène atteint souvent une valeur considérable, telle que 90 % dans certains cas.

Cet oxygène ne peut venir que du sang où il se trouve combiné avec l'hémoglobine ; mais la tension partielle de ce gaz, dans le sang, est toujours assez faible. D'après les considérations théoriques de A. JÉGER, il ne pourrait jamais régner dans le sang du Poisson une pression partielle de l'oxygène supérieure à 3 centim. de mercure.

La quantité d'oxygène, contenue dans la vessie natatoire, est presque toujours supérieure à celle de ce gaz dans le sang ; c'est dire qu'il ne peut être déversé dans l'intérieur de l'organe par un simple phénomène de diffusion gazeuse. L'épithélium qui tapisse la face interne de la vessie ne se comporte donc pas comme une membrane inerte ; il est vivant et peut de ce fait imprimer aux échanges un sens déterminé. En un mot, nous sommes en présence d'un phénomène physiologique, d'une *sécrétion* de gaz oxygène. Tous les auteurs s'accordent à voir dans les corps rouges et dans les glandes qui leur sont annexées les organes qui remplissent ce rôle sécréteur.

Ce phénomène de sécrétion gazeuse est particulièrement remarquable. On peut le rapprocher de l'opinion émise par C. BOHR et V. HENRIQUES (1), en ce qui concerne les échanges gazeux, qui se passent au niveau du poumon des Mammifères. Ces auteurs ont montré que la différence de tension des gaz respiratoires entre le sang et l'air est parfois de sens inverse de ce que voudrait la théorie de la nature physique des échanges. « En principe, déclare MORAT [60], on n'a rien à objecter à la supposition que des activités d'une nature inconnue puissent intervenir dans les phénomènes de l'échange des gaz pulmonaires, et que ces activités,

(1) C. BOHR et V. HENRIQUES ; Arch. de Phys., 1897, IX, p. 459, 590, 818.

localisées dans les cellules épithéliales du poumon, soient réglées comme beaucoup d'autres par les nerfs de cet organe. Tout le monde est d'accord pour admettre que le mécanisme de cet échange, dans une membrane qui se nourrit (et dont pour cette raison la composition change à chaque instant) n'est pas réductible aux lois ordinaires de l'osmose à travers les membranes mortes ».

PRIEFER [75], puis M^{me} TRAUBE-MENGARINI [100] ont cru pouvoir nier cette sécrétion spécifique, en faisant remarquer qu'un gaz quelconque tel que l'hydrogène, dissous dans l'eau où vit le Poisson, pouvait passer dans sa vessie natatoire. Les quantités d'hydrogène sont d'ailleurs très faibles; les expériences prouvent seulement que les gaz tels que l'hydrogène, peuvent, de même que l'azote, pénétrer dans la vessie par simple diffusion.

Les conditions de la sécrétion d'oxygène ont été précisées par A. MOREAU et plus récemment par C. BOHR [8].

A. MOREAU sectionnait chez la Tanche les filets sympathiques qui se rendent à la vessie natatoire et cette intervention déterminait une augmentation de la quantité d'oxygène dans l'air vésical. Par contre, la section du rameau du nerf pneumogastrique n'était suivie d'aucun phénomène semblable.

C. BOHR expérimenta sur *Gadus callarias*. 12 heures après la ponction de la vessie, on constate que la proportion d'oxygène a augmenté en son intérieur. Cette augmentation manque si on a sectionné auparavant les rameaux intestinaux du nerf vague, dont l'intégrité serait donc nécessaire pour que la sécrétion de gaz oxygène puisse se produire.

En somme il s'agit bien d'un acte de sécrétion, conditionné par le système nerveux. Il reste à étudier maintenant l'organe sécréteur.

CHAPITRE VI.

LES ORGANES DE LA SÉCRÉTION ET DE LA
RÉSORPTION DE L'OXYGÈNE.

I. — Les corps rouges et la glande gazeuse.

La vessie natatoire est pourvue de nombreux vaisseaux dont les branches se ramifient richement à l'intérieur de ses parois, pour y former des faisceaux de capillaires isolés ou réunis en touffes plus ou moins volumineuses.

Tandis que la plupart des auteurs, à la suite de BORELLI, de REDI [80], pensaient que l'air intravésical était de l'air atmosphérique, qui aurait pénétré dans la vessie par le canal pneumatique, NEEDHAM [67] eut le premier, en 1668, le mérite d'attribuer aux organes vasculaires de la vessie le rôle de sécréter, à l'intérieur de ce réservoir, les gaz qu'il renferme. Il admettait que les gaz ainsi formés, passaient ultérieurement par le moyen du canal pneumatique dans l'intestin où ils devaient favoriser la digestion.

DELAROCHE en 1809 [28] donna une description anatomique des réseaux vasculaires de la vessie, chez certaines espèces où ils sont bien développés, et leur donna le nom de « *corps rouges* ». N'ayant rencontré aucune glande dans les parois de la vessie, il pensa que les vaisseaux eux-mêmes étaient les organes sécréteurs de gaz.

Les travaux ultérieurs de CUVIER [23], RATHKE [78], BERLACH [4] n'apportèrent pas de résultats importants.

J. MÜLLER [65] donna une description d'ensemble de ces formations vasculaires, en vit les divers degrés de complication et signala l'existence chez certains Poissons de « *bordures glandulaires* » au niveau des corps rouges. Il démontra que, contrairement à l'opinion généralement admise, les corps rouges n'étaient pas le propre des Poissons physoclistes et qu'ils se rencontraient dans toutes les vessies, mais à des stades divers de développement. Il reconnut que leur trait de structure caractéristique était la disposition des vaisseaux en réseaux admirables artériels et veineux. Mais, tandis que ces réseaux sont diffus chez la Carpe, ils sont condensés et réunis en paquets

vasculaires (corps rouges proprement dits) chez la Perche, les *Gadus* par exemple.

J. MÜLLER distingua quatre types de réseaux admirables. Le 1^{er}, le plus simple, se rencontre dans la vessie des Cyprins, tels que la Carpe. Les artères de la vessie forment de fines arborisations vasculaires d'abord parallèles, puis s'étalant en éventail. Elles se rencontrent sur presque toute la surface de la vessie, sans s'accumuler en aucun point.

Dans le 2^e type, offert par le Brochet (*Esox lucius* LIN.), les arborisations vasculaires se réunissent en petites touffes de capillaires artériels et veineux, disposés en éventail. Les artères sortant du corps rouge se ramifient à nouveau dans le voisinage et se réunissent aux vaisseaux veineux.

Le 4^e type se rencontre chez *Murena*, *Anguilla*. C'est un réseau admirable artériel et veineux, formant deux corps rouges situés à l'entrée du canal pneumatique dans la vessie. Les vaisseaux, en en sortant, ne se ramifient pas au voisinage immédiat du corps rouge, mais se collectent en nouveaux rameaux qui se distribuent à toute la vessie.

Le 3^e type, qui se rencontre chez la plupart des Physoclistes est représenté par des corps rouges bien individualisés et en nombre variable. Ils sont entourés de replis glanduleux. Chez la Perche, ils sont petits, nombreux et dispersés irrégulièrement sur la moitié antérieure du plancher de la vessie aérienne. Chez la Morue, il n'existe qu'un seul de ces organes. Chez le Maigre, une très grande partie du plancher de la vessie est recouverte par un corps rouge sillonné de nombreux replis.

Dans la suite, QUEKETT [77], STANNIUS; LEYDIG [54]; SCHULTZE [93]; WIEDERSHEIM [104] signalèrent la structure des corps rouges, mais sans chercher à approfondir leur signification physiologique.

Dans un travail d'ensemble sur les corps rouges, COGGI [49] fut amené à répartir ces organes suivant deux types. Les uns sont formés seulement par des arborisations vasculaires, au niveau desquelles l'épithélium qui tapisse la surface interne de la vessie, passe sans modification. Ce serait le cas des corps rouges des types 1, 2 et 4 de J. MÜLLER. Les autres sont constitués non seulement par les arborisations vasculaires, mais aussi par une différenciation spéciale de l'épithélium vésical à leur niveau, formant ce qu'il a appelé le « corps épithelial ». Ce corps épithelial, caractéristique

des corps rouges du type 3 de J. MÜLLER aurait la structure d'une véritable glande, pourvue de canaux excréteurs.

CORNING [21], quelques années plus tard, soutint que les corps rouges étaient bien tapissés par un épithélium plat, continuation du reste de l'épithélium vésical, mais nia l'existence de lumières glandulaires.

Cependant les observations de COGGI furent confirmées par tous les auteurs qui suivirent et notamment par VINCENT et BARNÈS [102]. Ces derniers auteurs distinguèrent aussi les corps rouges pourvus de corps épithéliaux, de ceux qui n'en possèdent point. Ils nommèrent glandes rouges « *red glands* » les premiers et corps rouges « *red bodies* » les seconds.

Si les corps rouges du 3^e type se rencontrent surtout chez les Physoclistes, il n'y a cependant pas de rapport nécessaire entre la présence ou l'absence de corps épithélial et l'absence ou la présence d'un canal pneumatique. C'est ainsi que, d'après COGGI, certains Physostomes, tels que *Scopelus*, *Gonostoma* ont des corps rouges construits sur le type habituel aux Physoclistes. Inversement, certains Physoclistes (*Gobius*, *Mugil*, *Belone*) offrent une différenciation très peu marquée de cet organe. EMERY [33] avait déjà décrit dans la vessie aérienne de *Fierasfer* CUV. deux corps rouges dont l'un possède un corps épithélial, tandis que l'autre en est dépourvu.

COGGI distingua en outre plusieurs stades de différenciation du corps épithélial. A peine indiqué chez *Belone*, il est très peu développé chez les Sombres, les Mugilidés, les Gobiidés; plus accentué chez les Trigluidés, les Scopélidés, les Plectognathes et les Lophobranches, il atteint son plus grand développement chez les Labroïdes, les Percoides, le *Dentex*.

Dans ces dernières années, l'attention des anatomistes s'est plus particulièrement portée sur la structure et sur le rôle du corps épithélial, de la glande gazeuse, « *Gasdrüse* » comme on le nomme actuellement. J. MÜLLER avait déjà indiqué que les réseaux admirables servaient à ralentir le courant sanguin, à favoriser par conséquent la séparation des éléments gazeux contenus dans le sang. Cette séparation et la sécrétion des gaz à l'intérieur de la vessie était, pensait-il, opérée par les replis glandulaires, ou, à leur défaut, par tout l'épithélium indifférencié de la vessie.

A. JAEGER [50] a étudié la structure histologique de la glande

gazeuse chez un Poisson marin, *Sciæna aquila* Risso. et un Poisson d'eau douce, *Lucioperca scandra* Cuv.

Chez *Sciæna aquila*, le riche réseau capillaire, situé dans la membrane interne de la vessie, envoie çà et là des rameaux à l'intérieur du corps épithélial : de fins capillaires se trouvent ainsi en contact avec les cellules glandulaires. Celles-ci sont prismatiques ; leur protoplasma granuleux, souvent vacuolaire renferme un noyau pourvu d'un gros nucléole. Entre les cellules se rencontrent des lumières glandulaires, qui s'ouvrent à la face interne de la vessie et s'anastomosent dans la profondeur. Ces lumières sont fréquemment remplies de petits amas granuleux. D'après les recherches chimiques de VINCENT et BARNES [192] (sur *Gadus*, *Merlucius*, *Molva*) ces amas ne seraient pas constitués par de la mucine, mais par une nucléoprotéide ; ils se colorent en bleu par la méthode de Heidenhain. Entre les cellules, en dehors des canaux glandulaires, A. JÆGER remarqua l'existence d'amas floconneux. Ecartant à priori l'hypothèse que de semblables masses fussent un produit de destruction des cellules glandulaires, il les envisagea comme résultant de la destruction de leucocytes sous l'influence de substances toxiques sécrétées par la glande. C'est à une semblable influence qu'il rapporte la cause des diverses formes de désintégration de globules rouges qu'il observa dans les capillaires du corps rouge.

Le corps épithélial de *Lucioperca scandra* est constitué par une glande étalée, formée de cellules disposées sur trois à quatre rangs et sans canaux excréteurs.

Les recherches ultérieures de BYKOWSKI ET J. NÜSBAUM [16] sur les corps rouges de *Fierasfer* ; celles de M^{me} CAROLINE REIS ET J. NÜSBAUM [84], sur les corps épithéliaux de *Fierasfer*, des *Ophidium* et des Macropodes, ont permis de préciser nos connaissances relatives à la structure histologique de la glande gazeuse. Ces auteurs se sont surtout efforcés de suivre, sur leurs préparations, la trace du processus physiologique de sécrétion d'oxygène.

D'après M^{me} CAROLINE REIS et J. NUSBAUM, l'épithélium interne de la vessie des Macropodes est tout entier glandulaire ; mais tandis qu'il est très développé au niveau des corps rouges, formant une glande pourvue de canaux, il est constitué partout ailleurs par une seule couche de cellules cylindriques. De même que A. JÆGER, ces auteurs ont constaté dans les vaisseaux sanguins des corps rouges

l'existence d'hématies, en voie de désintégration. Dans les lumières glandulaires, comme à l'intérieur même de la vessie, ils ont aussi rencontré des masses granuleuses qui proviendraient des cellules glandulaires en voie de destruction et se transformeraient en éléments gazeux, par mutations chimiques ultérieures. Il ont en effet rencontré des cellules glandulaires à diverses phases de dégénération. Le noyau commence par se fragmenter, en même temps que le protoplasma devient granuleux. Finalement la cellule se détruit et ses débris tombent dans les lumières glandulaires. Ce mode de sécrétion serait analogue à celui des glandes holocrines, telles que les glandes sébacées.

D'autre part M^{me} CAROLINE REIS et J. NUSBAUM ont observé dans les cellules glandulaires la présence de vacuoles vides : ce seraient des vésicules du gaz sécrété, qui conflueraient ensuite en bulles plus grosses, pour être finalement déversées dans la vessie. Dans la région où ces bulles se forment de préférence, c'est-à-dire entre le noyau et le bord libre de la cellule, se trouveraient des filaments ramifiés, « trophosponges », unis à des « septa intercellulaires » qui seraient eux-mêmes les prolongements de cellules conjonctives ou « trophocytes ». Cet appareil trophique, par une sorte de liquéfaction, se transformerait en un système de fentes intercellulaires et de canalicules intraprotoplasmiques. Ce dispositif serait, d'après les auteurs, en rapport avec la nutrition intense des cellules glandulaires.

Je ne contesterai pas l'importance des recherches histologiques de J. NUSBAUM et de ses collaborateurs ; mais le problème de la sécrétion d'oxygène ne saurait être considéré comme résolu. Il est peu probable, si ce gaz est sécrété sous forme de vésicules, que les produits de destruction de la cellule soient aussi susceptibles de devenir, par suite de transformations chimiques hypothétiques, du gaz oxygène. Il est difficile d'attribuer une signification exacte à l'appareil trophique, analogue à celui que HOLMGREEN [47] décrivit pour la première fois. La nature des « trophosponges » est d'ailleurs encore discutée par un grand nombre d'histologistes et ils sont regardés par certains, comme des artifices de préparations.

Pour que les recherches histologiques puissent fournir des notions précises sur ce mode de sécrétion, il serait indispensable, d'examiner l'organe au repos et en activité ; le premier cas est celui des Poissons qui vivent depuis un certain temps à un même niveau ; le second

peut être réalisé en soustrayant, par ponction, une certaine quantité de gaz à la vessie.

Quant au mécanisme par lequel le gaz oxygène est retiré du sang, séparé de l'hémoglobine à laquelle il se trouve combiné, il nous est complètement inconnu. Il serait, de plus, intéressant de rechercher s'il existe un rapport entre le plus ou moins grand développement de la glande gazeuse et la proportion plus ou moins forte de l'oxygène, dans le contenu gazeux de la vessie. De fait la proportion d'oxygène, chez les Poissons à épithélium vésical indifférencié, tels que la Tanche, est toujours beaucoup plus faible que chez les Poissons pourvus de corps épithéliaux, tels que la Perche.

II. — L'Oval.

On vient de voir que le Poisson, lorsqu'il ne possède dans sa vessie natatoire qu'une quantité de gaz insuffisante, rejette activement dans cet organe de l'oxygène sécrété par ses glandes gazeuses. Mais lorsque sa vessie renferme une trop grande quantité de gaz, par où ces gaz sortent-ils ? comment se trouvent-ils résorbés ? Chez les Poissons physostomes, le canal pneumatique permet au Poisson d'expulser, au dehors, l'air en excès. Jusqu'à ces dernières années, on savait que les Poissons physoclistes pouvaient résorber le gaz superflu, mais on pensait que le lieu de résorption était, comme pour la sécrétion, représenté par les corps rouges.

En 1903, A. JÆGER attribua, le premier, ce rôle à un organe spécial, qu'il décrivit dans la vessie de *Sciæna aquila* Risso. et de *Lucioperca scandra* Cuv. CORNING [21] avait déjà vu une semblable disposition dans la vessie de *Perca fluviatilis* Rond. En raison de la forme du contour de cet organe, il l'avait nommé l'Oval, mais sans faire aucune hypothèse au sujet de sa fonction. Plus récemment, J. NUSBAUM et M^{me} CAROLINE REIS [69] ont étudié l'Oval de *Lucioperca scandra* et de deux espèces d'*Ophidium* : *Oph. barbatum* MÜLL et *Oph. Broussonetti* MÜLL.

L'Oval se rencontre à la partie dorsale de la vessie chez *Perca*, *Sciæna* et *Lucioperca* ; il se trouve à l'extrémité postérieure de l'organe chez les *Ophidium*. La paroi de la vessie natatoire se compose chez ces Poissons de trois couches : une couche externe fibreuse, une couche moyenne conjonctive et vasculaire, une couche

interne élastique et musculaire tapissée par l'épithélium de la vessie. Sur le pourtour de l'Oval, la membrane interne s'épaissit, pour constituer un rebord, comprenant alors un anneau interne de fibres élastiques et un anneau externe de fibres musculaires lisses. Sur toute la surface de l'Oval, cette membrane interne fait défaut, si bien que l'épithélium est directement appliqué contre la couche moyenne vasculaire. A ce niveau, les vaisseaux forment un très fin réseau capillaire : les artères proviennent de l'aorte descendante, les veines se rendent dans les veines cardinales. Du bord de l'Oval partent des fibres musculaires à direction radiaire, dont quelques-unes se fixent aux parois vasculaires.

Les muscles circulaires sont les muscles de fermeture de l'Oval, qui, rapprochant les bords de l'organe, réduisent au minimum la surface absorbante. Par contre les faisceaux musculaires radiaires ont une fonction dilatatrice, en même temps qu'ils élargissent les gros vaisseaux qui se rendent à l'Oval. J. NUSBAUM et M^{me} CAROLINE REIS ont pu voir l'Oval s'élargir très lentement sur des Poissons vivants ou récemment tués.

Ces auteurs considèrent comme jouant un rôle analogue à l'Oval l'organe qu'ils ont décrit à l'extrémité postérieure de la vessie de *Ophidium Rochii*. C'est une sorte de tampon élastique qui peut, par le jeu de muscles particuliers, être enfoncé dans la vessie ou au contraire en être retiré. Il en résulterait une compression ou une décompression du contenu gazeux de la vessie, et par suite une modification du volume de cet organe.

L'Oval est, en somme, une région différenciée de la vessie au niveau de laquelle l'épithélium se trouve directement en contact avec un réseau de vaisseaux sanguins. Des muscles peuvent réduire ou augmenter la surface de cette région. Il semble donc légitime de considérer cet organe comme le siège de la résorption des gaz vésicaux et spécialement de l'oxygène.

Ajoutons que, pour JÆGER, l'épithélium serait à ce niveau perméable à l'oxygène, tandis que partout ailleurs il ne laisserait pas diffuser ce gaz. Cette imperméabilité de l'épithélium vésical, a été constatée directement par C. BOHR [8], sur la vessie du Brochet.

CHAPITRE VII

STRUCTURE ET FONCTION DU CANAL
PNEUMATIQUE

On sait que la vessie natatoire se développe sous forme d'un bourgeon de la paroi dorsale ou latérale de l'œsophage. Le canal pneumatique est le conduit qui, chez l'adulte, met en relation la vessie avec l'intestin. Il est perméable chez certains Poissons ; chez les autres, il n'est plus qu'un cordon fibreux plein ou même disparaît entièrement.

Sauf exceptions, le canal pneumatique est perméable chez les Malacoptérygiens, les Ostariophysi, les Apodes et les Haplomi qui ont été réunis sous le nom de **PHYSOSTOMES**. Il manque généralement chez les Heteromi, Catostomi, Acanthoptérygiens, Pediculati, Jugulaires et Plectognathes qui ont été groupés sous la désignation de **PHYSOCLISTES**. Par leur mode de développement, tous les Téléostéens sont Physostomes à l'origine.

Le canal pneumatique peut varier, quant à sa longueur, à ses dimensions, à son point d'origine et à son point d'arrivée. Il est long et mince chez les Cyprins, court et dilaté chez l'Anguille. Il naît à l'extrémité de la vessie chez le Brochet, le Saumon ; vers le tiers antérieur de la face inférieure de l'organe chez certains Silures, à la partie moyenne de cette face chez l'Anguille, le Congre. Chez les Cyprins, dont la vessie est divisée en deux lobes, il naît de la partie antérieure du lobe postérieur. Son orifice antérieur est généralement situé dans l'œsophage, quelquefois dans l'estomac (Hareng). Cet orifice est muni chez le Polyptère d'un sphincter musculaire, qui se contracte pendant la déglutition, empêchant les aliments de pénétrer dans la vessie. J'ai démontré l'existence d'un semblable sphincter, mais dont la fonction est un peu différente, au niveau de l'orifice œsophagien du canal pneumatique des Cyprins.

LE CANAL PNEUMATIQUE DES CYPRINS.

J'ai étudié particulièrement le canal pneumatique de la Tanche, de la Carpe, du Cyprin doré et de la Brème.

Né de la partie antérieure de la vessie caudale, le canal pneumatique se porte en avant et se dirige vers la partie antérieure de l'œsophage, dans lequel il s'ouvre en arrière des dernières dents pharyngiennes. Il est translucide, de même aspect que la vessie, souple, enveloppé par le péritoine; il chemine d'abord côte à côte, avec l'artère vésicale, accompagné durant tout son trajet, par un rameau de la branche intestinale du nerf vague.

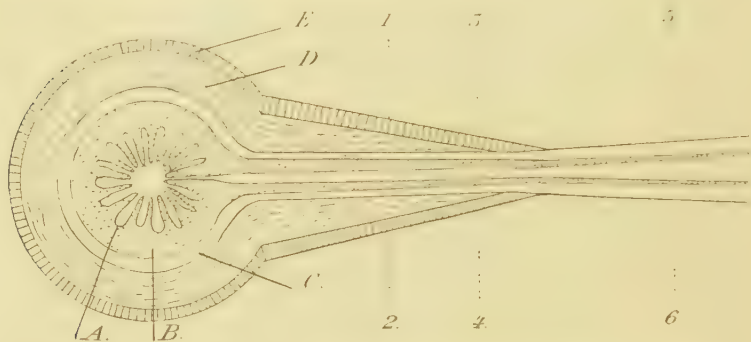


FIG. 2. — Dessin schématique pour montrer la continuité des tuniques de l'œsophage et du canal pneumatique.

A, épithélium; B, tissu conjonctif (chorion); C, fibres élastiques circulaires; D, fibres musculaires striées circulaires; E, fibres musculaires striées longitudinales.

1-2, niveau auquel a été pratiquée la coupe représentée par la figure 4 de la planche III; 3-4, niveau de la coupe (fig. 2); 5-6, niveau de la coupe (fig. 1).

A un centimètre, ou un centimètre et demi, de son embouchure dans l'œsophage, il présente un renflement charnu, ayant la forme d'un cône dont la base répondrait au tube digestif. Ce renflement fut signalé par WEBER: « qui, postquam cursu flexuoso ad fauces ascendit, haud parum intumescens ibi aperitur ». A l'intérieur de ce renflement, PETIT [73] et KOELREUTER [52] avaient décrit des valvules; WEBER montra qu'elles n'existaient pas et que la lumière très étroite du canal y décrivait un trajet spiralé. L'orifice du canal est très fin et situé entre deux replis de la muqueuse œsophagienne.

J'ai pu, par l'étude de coupes en série, mettre en évidence (1904) l'existence dans ce renflement, d'un sphincter musculaire strié. A quelques millimètres de son point d'abouchement dans l'œsophage, le canal pneumatique offre la même structure que l'œsophage, dont il provient. La muqueuse, riche en cellules muqueuses, et son chorion sont entourés d'une mince couche de fibres élastiques

circulaires, mêlées à quelques fibres musculaires. Autour, se trouvent une épaisse couche de fibres musculaires striées circulaires et une plus extérieure de fibres musculaires striées longitudinales (V. Pl. III, fig. 2 à 6).

Au fur et à mesure, que le canal pneumatique s'éloigne de l'œsophage, les couches musculaires diminuent d'épaisseur et disparaissent progressivement. A deux centimètres de l'œsophage, (Pl. III, fig. 1) le canal possède la structure qu'il présente dans tout le reste de son étendue : un épithélium cylindrique, un chorion, quelques fibres élastiques longitudinal et une couche externe très développée de fibres élastiques circulaires. On ne rencontre plus aucun élément musculaire.

Au voisinage de l'orifice vésical, les fibres élastiques longitudinales augmentent de nombre et sont continuées directement par la membrane interne de la vessie. La vessie est formée exactement des mêmes tuniques que le canal pneumatique dont elle n'est que l'extrémité dilatée : un épithélium devenu pavimenteux ; une couche interne de fibres élastiques longitudinales et une couche externe de fibres élastiques circulaires ; aucun élément musculaire lisse ou strié.

A l'intérieur du renflement œsophagien, la lumière du canal est capillaire et présente un certain nombre de diverticules aveugles. Elle est, de plus, cloisonnée par des septa et hérissée de villosités, qui rappellent celles de l'œsophage (Pl. III, fig. 5).

Le trajet spiralé de la lumière, le petit diamètre de celle-ci ; l'abondance de la sécrétion muqueuse au niveau de son orifice contribuent à former avec le sphincter musculaire un appareil qui, non seulement s'oppose à la pénétration de l'air extérieur, mais aussi, dans une certaine mesure, à la sortie des gaz renfermés dans la vessie.

On rencontre, chez certains Poissons, des canaux autres que le canal pneumatique, faisant communiquer la vessie natatoire avec l'extérieur.

WEBER [103] montra que la vessie du Hareng possède non seulement un canal pneumatique débouchant dans le cul-de-sac postérieur de l'estomac, mais que l'extrémité postérieure effilée de sa vessie se prolonge en un canal qui s'ouvre au niveau du pore génital.

A. MOREAU [62] a décrit un « canal de sûreté » chez *Caranx*

trachurus (qui n'a pas de canal pneumatique). Né de la partie inférieure de la vessie, ce canal longe le côté droit de l'aorte et vient s'ouvrir sous l'opercule, dans la partie postérieure et supérieure de la cavité branchiale et toujours du côté droit.

Enfin S. BAGLIONI [2] a mis en évidence un canal qui part de la vessie natatoire de *Syngnathus* et qui débouche dans l'anüs.

Ces auteurs ont montré que les canaux décrits par eux chez *Caranx* et chez *Syngnathus* pouvaient réellement laisser s'échapper des bulles de gaz.

FONCTION DU CANAL PNEUMATIQUE.

On sait depuis longtemps que le canal pneumatique permet la sortie de l'air vésical lorsque celui-ci se trouve soumis à une forte pression. Répétons en effet une expérience de A. MOREAU. Une Tanche nage dans un bocal plein d'eau et placé sous une cloche, à l'intérieur de laquelle on produit un lent abaissement de la pression atmosphérique, au moyen d'une trompe aspirante. Dès la plus faible variation, l'animal, qui est attiré à la surface, fait de violents efforts pour gagner le fond ; mouvement instinctif dont l'effet serait de compenser la diminution de pression par le poids d'une plus haute colonne d'eau. Mais la Tanche cesse bientôt de réagir et elle flotte à la surface sans mouvements. Lorsque la dépression atteint une valeur de 4 à 6 centimètres de mercure, le Poisson commence à expulser des bulles de gaz. Vient-on à rétablir la pression normale, le Poisson, alourdi par la diminution de volume que subit sa vessie, tombe au fond du vase ; il peut encore s'élever péniblement à la surface, par de violents coups de nageoires, mais ne peut plus flotter à son voisinage, car son plan d'équilibre est détruit.

Le fait le plus remarquable est que la sortie des gaz de la vessie ne s'effectue que quand la diminution de pression a atteint une certaine valeur, ou ce qui revient au même, lorsque la pression des gaz à l'intérieur de la vessie s'est accrue d'une quantité déterminée. Il existe donc quelque part un mécanisme régulateur qui s'oppose à la sortie des gaz, lors de variations faibles de leur tension ; son siège se trouve dans le renflement œsophagien du canal pneumatique. Sur une Tanche, dont la vessie est mise à nu, il faut en effet comprimer très fortement cet organe avec les doigts, pour faire sortir une ou deux bulles d'air par le canal ; mais si on sectionne ce dernier, un

peu avant son intumescence, le gaz s'échappe aussitôt en abondance. La résistance opposée est-elle de nature purement physique (résistance capillaire, par exemple) ou relève-t-elle d'un phénomène physiologique ? J'ai démontré, en 1904, qu'il s'agissait d'un appareil musculaire complexe, disposé en sphincter, dont le rôle est des plus importants.

Pour établir l'existence et définir le mode de fonctionnement du *sphincter pneumatique*, j'ai fait des expériences analogues à celles par lesquelles HEIDENHAIN et COLBERG ont pu montrer l'action tonique du sphincter vésical de la vessie urinaire des Mammifères. Je produisais, à l'intérieur de la vessie natatoire d'une Tanche, une pression croissant lentement et je cherchais ainsi quelle était la plus petite pression nécessaire pour amener l'expulsion des premières bulles de gaz. L'expérience était ensuite répétée sur l'animal sacrifié.

L'appareil employé est fort simple. Un flacon à moitié plein d'eau est fermé hermétiquement par un bouchon traversé par trois tubes de verres. L'un, haut de 1^m,60, plonge dans l'eau ; le second, s'ouvrant, ainsi que le troisième, dans l'atmosphère du récipient, est relié à une seringue munie d'un jeu de robinets. Le dernier est réuni par un tube de caoutchouc à une canule. On pratique dans le flanc d'une Tanche vivante une incision suffisante, pour attirer l'extrémité postérieure de la vessie caudale : on la perfore et on y introduit la canule qu'on assujettit par une ligature. La seringue permet de refouler de l'air dans le flacon et de produire ainsi, à l'intérieur de ce dernier et de la vessie natatoire, une augmentation de pression, mesurée directement par la hauteur de la colonne d'eau, dans le tube vertical.

Le Poisson, pendant l'expérience, est maintenu dans le décubitus latéral, au fond d'une cuve pleine d'eau. La présence de l'eau assure la respiration du sujet et sert aussi à rendre très net le dégagement des bulles d'air s'échappant par les ouïes. Ce dégagement est intermittent.

Expérience. — 12 juillet. — A deux heures de l'après-midi, l'appareil étant disposé, on constate qu'une Tanche vivante supporte une pression de 60 centimètres d'eau, sans qu'aucune expulsion d'air ne se produise. Si on donne à cette pression la valeur de 65 centimètres, quelques bulles s'échappent et le dégagement d'air continue

jusqu'à ce que la pression soit tombée à 58 centimètres. Le cœur de l'animal est ouvert; la mort survient par anémie, cinq heures après. Pendant ce temps, de nouvelles expériences sont répétées de quart d'heure en quart d'heure. Voici, dans un tableau, les résultats obtenus à des intervalles d'une heure environ.

<i>Pression pour laquelle commence l'expulsion des gaz.</i>	<i>Pression pour laquelle elle cesse.</i>	
65 c.	58 c.	2 heures.
<i>Ouverture du cœur.</i>		2 h. 15
60	56	3 heures.
60	49,5	3 h. 5
51,5	48	4 heures.
50	46	5 »
49	30	6 »
45	29	7 »
27 <i>Mort élémentaire.</i>	27	8 »

Lorsque la mort élémentaire est survenue — j'en jugeais par ce fait, qu'aucun muscle du Poisson ne se contractait plus par excitation électrique — la pression supportée (27 centimètres d'eau) demeure constante.

Expérience. — 24 janvier. — Le sujet est une Carpe. Une pression de 68 centimètres d'eau n'amène aucune expulsion d'air: celle-ci commence quand la pression a atteint la valeur de 70 centimètres.

<i>Pression pour laquelle commence l'expulsion de l'air.</i>	<i>Pression pour laquelle elle cesse.</i>	
70	62	8 heures.
<i>Ouverture du cœur.</i>		
60	55	9 »
51	45,4	10 »
50,5	44	11 »
42	34	1 »
40	33	3 »
33 <i>Mort élémentaire.</i>	33	4 »

Lorsque la mort élémentaire est survenue, la pression supportée est constante.

Il résulte de ces expériences que :

1° La résistance opposée, pendant la vie, est toujours plus grande qu'après la mort.

2° A mesure, que l'animal s'anémie, cette résistance diminue d'une façon plus ou moins rapide.

3° Lorsque la mort élémentaire est survenue, le renflement œsophagien supporte une pression faible et constante.

Pendant la vie, les muscles qui constituent le sphincter pneumatique, et, en particulier, les muscles striés circulaires, présentent donc une contraction tonique permanente, qui s'oppose à la sortie de l'air. Cette tonicité diminue graduellement avec les progrès de l'anémie. Enfin, lorsque les éléments sont morts, la résistance de nature purement physique présente une valeur constante.

Le rôle de cet appareil d'occlusion est évident. Si le Poisson possédait un canal pneumatique, s'ouvrant par un large orifice dans l'œsophage, il ne pourrait s'élever ou s'abaisser, un tant soit peu, sans que de l'air ne s'échappât ou que de l'eau ne pénétrât. Grâce au sphincter pneumatique, le Poisson peut s'élever à un certain niveau, au-dessus de son plan d'équilibre, sans être obligé de perdre du gaz, qu'il lui faudrait aussitôt réformer. En somme le sphincter pneumatique lui confère les avantages d'une vessie close, sans lui en faire subir les inconvénients.

L'appareil d'occlusion du canal pneumatique s'oppose, non seulement à la sortie des gaz, mais encore à la pénétration dans ce dernier organe de l'eau et des particules alimentaires contenues dans l'œsophage. Les nombreuses villosités qui cloisonnent la lumière du canal forment un filtre destiné à retenir, engluées dans le mucus, les particules très fines qui pourraient y parvenir. Ces particules sont chassées, lors de la première expulsion de gaz. Certains auteurs, cependant, semblent croire encore que l'air extérieur peut être facilement introduit dans le canal aérien et, de là, refoulé dans la vessie (1). Cette opinion paraît provenir de la constatation de ce fait, que souvent les Poissons viennent à la surface happer de l'air qu'ils gardent un certain temps dans leur gueule, avant de le rejeter. C'est que l'on observe surtout chez les Poissons

(1) On lit en effet dans MOREAU (loc. cit.) : « Ces expériences montrent que les Poissons, comme les Tanches, qui possèdent un canal aérien, c'est-à-dire l'organe essentiel pour faire pénétrer l'air extérieur, organe analogue à la trachée artère... » p. 8.

Le canal pneumatique est encore défini, p. 10 : « L'organe capable de conduire l'air extérieur dans l'intérieur. ».

P. 11 : « Arrivé à la surface, le Poisson ne peut mettre à profit la faculté d'avaler de l'air pour..... ».

vivant dans une eau mal renouvelée cette manœuvre, grâce à laquelle leurs branchies se trouvent en contact avec un milieu plus riche en oxygène. Les expériences de SPALLANZANI [97], de PROVENÇAL et HUMBOLDT [76] ont en effet montré que les branchies des Poissons sont susceptibles d'absorber l'oxygène gazeux, aussi bien que l'oxygène dissous dans l'eau : « Il est connu que l'on engraisse les Carpes en les nourrissant suspendues dans l'air, et en mouillant de temps en temps les ouïes, avec de la mousse humide, pour éviter qu'elles ne se sèchent. »

On sait d'ailleurs que le Poisson, s'il a perdu une certaine quantité de gaz, peut très bien la reformer, même si on l'empêche de venir à la surface. J'ai répété maintes fois cette expérience, réalisée par A. MOREAU. D'autre part, comme le remarque A. MOREAU lui-même, un Poisson qui viendrait aspirer de l'air à la surface, augmenterait le volume de sa vessie et son plan d'équilibre serait alors situé plus profondément que celui qu'il viendrait de quitter. Le Poisson devrait, pour gagner ce plan, faire des efforts considérables, afin de lutter contre la diminution de son poids spécifique.

J'ai mesuré directement, sur la Tanche, quelle pression il faut établir à l'intérieur du segment œsophagien compris entre deux ligatures posées de part et d'autre de l'orifice pneumatique, pour que l'air franchisse le sphincter et pénètre dans la partie postérieure du canal. Je me suis servi du même appareil que celui qui fut employé dans les expériences relatées plus haut; mais l'atmosphère du flacon communiquait avec un manomètre à mercure. Il résulte de plusieurs expériences que la pression moyenne, nécessaire pour faire pénétrer de l'air dans le canal pneumatique d'une Tanche vivante, a une valeur de 15 centimètres de mercure (soit 195 cent. d'eau). Après la mort, cette pression n'est plus que de 2 centimètres de mercure (26 cent. d'eau) et demeure constante. Or, l'œsophage ne présente aucun mécanisme musculaire capable d'enfermer une bulle d'air et de la soumettre à une pression de 15 cent. de mercure. Le sphincter pneumatique rend donc la pénétration de l'air impossible, du moins chez les Cyprins.

Remarquons tout de suite que, lorsque les éléments sont morts, il suffit, pour faire pénétrer de l'air, d'établir une pression de 26 cent. d'eau. Cette pression est celle (27 cent.) qui est nécessaire, dans les mêmes conditions, pour déterminer la sortie des gaz vésicaux. Elle mesure une résistance purement physique.

D'autre part, pendant la vie, la pression minima amenant la sortie des gaz est de 65 centimètres d'eau ; pour l'entrée de l'air elle est de 195 centimètres, soit plus du double. Une semblable différence semble impliquer que l'expulsion de l'air est favorisée par un mécanisme adjuvant, qui serait incapable d'intervenir lors du mouvement inverse des gaz.

Le sphincter pneumatique s'oppose pendant la vie à la sortie des gaz par sa tonicité. Cette tonicité est sous la dépendance étroite du système nerveux ; on sait que celle des autres muscles paraît être due à des excitations permanentes, parties probablement des canaux semi-circulaires (R. EWALD) et réfléchies par le système nerveux sur le tissu musculaire.

D'après ces considérations, le sphincter pneumatique se relâcherait lorsque l'air, contenu dans la vessie, est soumis à une certaine pression. Il est permis de supposer qu'une excitation ayant été portée en un certain point et transmise aux centres nerveux a produit la cessation des excitations motrices permanentes. Nous serions donc en présence d'un phénomène inhibiteur : cette inhibition, ou suspension de l'effet moteur de l'excitation sensitive, ne s'exerce pas sur l'élément musculaire par des nerfs spéciaux, car, toute excitation portée par un nerf à un élément correspond à une réaction de cet élément, non à la cessation de son activité ; autrement dit, le processus inhibiteur s'exerce « de neurone à neurone, intérieurement au système nerveux » : c'est une cessation de l'excitation motrice. En ce qui concerne les sphincters, la question est plus complexe ; car, outre leur innervation médullaire, il semble vraisemblable qu'ils en possèdent une, située dans le muscle lui-même (expériences de GOLTZ et EWALD, sur les effets de l'ablation de la moelle épinière).

Ces considérations m'ont conduit à rechercher, si le réflexe inhibiteur était supprimé par l'anesthésie.

Expérience 1. — Une Tanche (*Tinca vulgaris* Cuv.), vivant à une profondeur faible et connue (aquarium de laboratoire), est soumise à une dépression atmosphérique graduelle, au moyen d'une trompe aspirante. Le Poisson est maintenu verticalement, la tête en haut, dans un flacon étroit, rempli d'eau ; un grillage l'empêche de s'élever à la surface. De cette manière, les bulles de gaz, sortant par la gueule, traversent la couche d'eau supérieure au grillage et sont

rendues très visibles. La dépression nécessaire pour déterminer la sortie des premières bulles est de 8 cent., 5 de mercure. L'animal est transporté dans de l'eau bien aérée. Sa vessie étant devenue plus petite, il tombe au fond. Au bout de quelques heures, il a récupéré par sécrétion la quantité de gaz, toujours faible, qu'il a perdue. Il peut alors flotter et nager avec aisance.

Le lendemain, la Tanche est endormie dans l'eau chloroformée, préparée en faisant barbotter dans de l'eau un courant d'air chargé de vapeurs anesthésiques. Après une courte période d'excitation, le Poisson cesse de mouvoir ses nageoires; l'anesthésie est totale quand il ne réagit plus aux excitations extérieures et quand les mouvements de l'appareil operculaire sont supprimés. Un petit morceau de bois introduit dans la gueule la maintient largement ouverte. La Tanche est alors portée dans le même flacon que précédemment et soumise à une diminution de pression. Il faut établir une dépression, mesurée par une colonne de mercure haute de 17 cent. 3, pour amener l'expulsion des premières bulles de gaz. Il faut donc établir une dépression plus considérable, de 8 cent. 8 de mercure, que celle qui est nécessaire pour le Poisson normal.

Reportée dans l'eau pure, la Tanche, après une certaine période d'inertie, puis de mouvements désordonnés, commence à nager sur le fond de l'aquarium.

Expérience 2. — Deux lots A et B de *Carassius vulgaris*, de taille semblable, sont alternativement soumis à la décompression à l'état normal et pendant l'anesthésie.

		Dépression nécessaire pour la sortie de l'air (mercure)	Différence
1 ^e	A — 3 <i>Carassius vulgaris</i> normaux....	17,5	
	B — 3 <i>Carassius vulgaris</i> anesthésiés..	27,5	10 ^e
2 ^e	B — 3 <i>Carassius vulgaris</i> normaux....	17,2	
	A — 3 <i>Carassius vulgaris</i> anesthésiés..	28,2	11 ^e

Expérience 3.

1 <i>Carassius auratus</i> normal.....	19 ^e	
<i>Carassius auratus</i> anesthésié..	28,5	9,5

Expérience 4.

1 <i>Carassius auratus</i> normal.....	18 ^e	
<i>Carassius auratus</i> anesthésié..	28,7	10 ^e 7

Ainsi un Poisson anesthésié n'expulse de l'air que lorsque la pression à l'intérieur de sa vessie a atteint une valeur supérieure, de 10 cent. de mercure en moyenne, à celle qui est nécessaire pour produire cette expulsion à l'état normal. Il semble donc très vraisemblable que, pendant la vie, la réplétion exagérée de la vessie détermine par voie réflexe la cessation de la tonicité du sphincter pneumatique : ce réflexe inhibiteur serait supprimé par l'anesthésie.

Mais quel est le point de départ de l'excitation qui conditionne cet acte inhibiteur. Je montrerai plus loin que cet excitation paraît être réalisée par la distension même de la vessie, transmise aux centres nerveux par l'appareil de WEBER. Mais il convient, au préalable, d'étudier cet appareil lui-même.

CHAPITRE VIII

LES CONNEXIONS DE LA VESSIE AÉRIENNE AVEC
L'APPAREIL ACOUSTICO-LABYRINTHIQUE.

I. — Etude morphologique.

Dans son mémoire sur l'oreille et l'audition des animaux aquatiques, WEBER [103] décrit pour la première fois, en 1820, les remarquables connexions que présente, dans certains groupes de Poissons, la vessie natatoire avec l'oreille interne. Les auteurs qui suivirent ont précisé certains détails anatomiques et étendu la liste des Poissons qui offrent de semblables relations ; mais le travail de WEBER demeure sur cette question une œuvre fondamentale.

WEBER décrit trois types de connexions de la vessie natatoire avec l'oreille :

1^o Pisces, quorum vesica natatoria appendibus cavis cum aure interna conjungitur.

a) vesica natatoria ad vestibulum osseum (cavitatem cranii) usque exporrecta (auris *Spari Salpæ et Spari Sargi*).

b) vesica natatoria ad vestibulum membranaceum usque exporrecta (auris *Clupeæ Harengi*).

2^o Pisces, quorum vesica natatoria tribus ossiculis auditoriis cum labyrintho membranaceo conjuncta est. (*Cyprinus carpio* : *Silurus glanis* et *Cobitis fossilis*).

A. Le premier mode est le plus simple. La base du crâne est percée d'un orifice, fermé par une membrane fibreuse dont la surface interne est baignée par la périlymphe. Contre la surface externe s'appliquent les extrémités d'une paire de tubes creux, terminés en cœcum, prolongements antérieurs de la vessie natatoire. Ce genre de connexions se rencontre chez certains Serranidæ, Berycidæ, Sparidæ, Gadidæ, chez *Notopterus* (BRIDGE ET HADDON [14]) et probablement chez les Hyodontidæ.

B. Le deuxième type de connexion se rencontre chez les Clupes. WEBER l'a décrit chez *Clupea harengius* : RIDWOOD [87] a étudié

ces relations, chez plusieurs espèces de *Clupea*, notamment *C. harengus* ; *C. pilchardus* ; *C. sprattus*, etc... La vessie natatoire du Hareng est longue et effilée à ses deux extrémités.

L'extrémité antérieure se dirige vers la base du crâne et s'y divise en deux rameaux. Chacun d'eux pénètre par un orifice dans un canal osseux, formé par l'os occipital. Chacun de ces prolongements de la vessie se divise en deux canalicules, l'un dirigé en avant, l'autre en dehors, qui se terminent tous deux par une partie renflée, contenue dans une cavité osseuse globuleuse. Le renflement antérieur se met en rapport avec un appendice du vestibule membraneux. L'extrémité aveugle de l'appendice vestibulaire rempli d'endolymphe et celle du prolongement vésical rempli d'air entrent en contact : à ce niveau la paroi de l'appendice est très mince et soutenue par un cadre annulaire cartilagineux. Quant au canalicule postéro-externe, il se renfle de même à l'intérieur d'une capsule osseuse, mais n'entre en connexion avec aucune partie du labyrinthe. Cependant le canal semi-circulaire horizontal l'entoure et se trouve en partie sculpté dans la paroi de la cavité osseuse.

C. — WEBER décrit avec soin l'appareil, de beaucoup le plus compliqué, qui assure les connexions de la vessie natatoire avec l'oreille chez la Carpe, la Tanche, les Silures et la Loche. La partie essentielle en est formée par une chaîne de quatre petits osselets, pièces détachées des 3 ou 4 premières vertèbres, unis les uns aux autres, articulés avec les vertèbres adjacentes et qui sont en rapport, d'une part avec les milieux périlymphatiques et d'autre part avec l'extrémité antérieure de la vessie natatoire. Signalé partiellement par ROSENTHALUS [89], (qui décrit le 1^{er} osselet (le malleus) sous le nom d'os ensiforme et le 2^e osselet, mais sans avoir vu leurs relations avec l'oreille), cet « *appareil de Weber* » a été rencontré depuis chez les Gymnotides par BAR (1835) ; chez les Characinides par HEUSINGER [46]. En 1885, SAGEMEHL [90], groupa les quatre familles des Cyprinidæ (dont Cobitis), Siluridæ, Characinidæ et Gymnotidæ dans le sous-ordre des Ostariophysi, qui est un des plus homogènes de la classe des Poissons. Les osselets de Weber sont ainsi caractéristiques des familles dominantes parmi les Téléostéens d'eau douce actuels.

Étudions cette appareil de Weber dans les divers groupes, qui en sont pourvus.

1° CYPRINIDÉS. — Le labyrinthe membraneux se compose de l'utricule portant les canaux semi-circulaires et d'une poche, que WEBER nomma le *saccus*, divisée en deux loges antérieure et postérieure contenant chacune une concrétion calcaire. Au point d'union du *saccus* avec l'utricule, naît un fin canal qui s'unit avec celui du côté opposé et se rend dans un sac impair, postérieur, le *sinus impar*. Ce sinus impar, aboutissant commun des canaux droit et gauche, se trouve logé dans une cavité osseuse, le *cavum sinus imparis*. En arrière, ce sinus s'ouvre par deux orifices latéraux dans deux sacs, les *atria sinus imparis* situés en dehors du crâne, de chaque côté du canal médullaire. Ces atria sont deux cavités sphériques, limitées extérieurement, en bas par un osselet le *stapes*, en haut par une autre pièce osseuse, le *claustrum*, et en dehors par la dure mère du canal médullaire.

Cette description, due à WEBER, fut légèrement modifiée par les recherches ultérieures. C. HASSE [45] confirma l'existence d'un canal d'union entre les deux *saccus*, mais nia l'existence de leur prolongement postérieur. J. NUSBAUM [68], en 1881, indiqua que le *saccus* de WEBER se compose en réalité du *sacculus* et de la *lagna*, organe homologue de la cochlée des vertèbres supérieurs. Il montra que, de chaque *sacculus*, naît un canal, s'unissant à celui du côté opposé, et représentant le *ductus endolymphaticus*. Ce canal d'union présente, en arrière, un diverticule impair sacciforme, le *saccus endolymphaticus* qui serait le reste de l'invagination ectodermique embryonnaire, qui donna l'ébauche de l'oreille. Ce *saccus*, terminé en *cæcum*, est libre à l'intérieur du *cavum sinus imparis*. Le sinus impar est ainsi un espace périlymphatique, remplissant, le *cavum sinus imparis*: il renferme le même liquide graisseux que le *cavum cranii* et communique par deux ouvertures latérales avec les atria, également remplis de périlymphe.

Les osselets qui unissent les atria sinus imparis à la vessie natatoire sont au nombre de quatre, dont trois ont reçu de WEBER, qui les considérait comme analogues aux osselets de l'ouïe des Mammifères, les noms respectifs de *malleus*, *incus* et *stapes*. Le quatrième osselet, qu'il a nommé *claustrum*, forme le toit de l'atrium et se met en rapport par son bord externe avec le bord supérieur du *stapes*. Le *stapes* a la forme d'une valve d'huître dont la surface concave s'applique sur l'atrium et le clôt en dehors. Cet osselet s'articule avec une cavité, située entre les apophyses

épineuses des 1^{re} et 2^e vertèbres. A la surface externe du stapes naît un tendon qui l'unit à l'incus et au malleus. L'*incus* présente trois

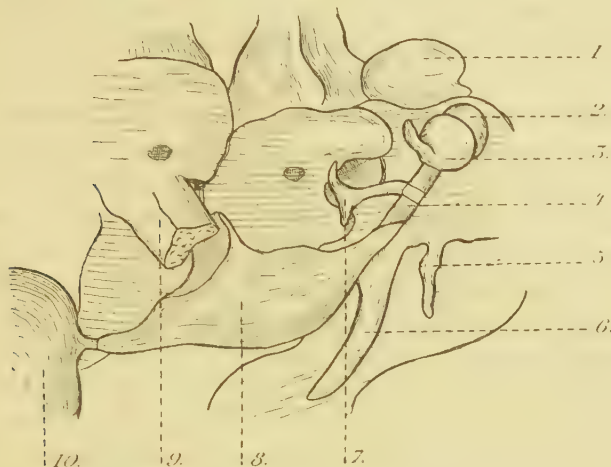


FIG. 3. — Osselets de Weber de la Carpe : 1, apophyse épineuse de la 1^{re} vertèbre ; 2, claustrum ; 3, stapes ; 4, ligament unissant le malleus au stapes ; 5, apophyse transverse de la 1^{re} vertèbre ; 6, apophyse transverse de la 2^e vertèbre ; 7, incus ; 8, malleus ; 9, apophyse transverse sectionnée de la 3^e vertèbre ; 10, vessie craniale.

pointes et se met en rapport avec la 2^e vertèbre. Le *malleus*, le plus grand des osselets, a une forme semi-lunaire. Son extrémité antérieure s'unit par un tendon, à l'incus et au stapes. Son extrémité postérieure, passant sous l'apophyse transverse de la 3^e vertèbre, gagne la cavité générale et se fixe à la membrane nacrée qui revêt la vessie craniale. De sa face interne concave part une apophyse qui s'articule avec une cavité verticale, siégeant entre les corps des 2^e et 3^e vertèbres.

Les osselets sont renfermés dans un sac ostéo fibreux, la *fossa auditoria*, rempli de tissu graisseux semi fluide, identique au tissu arachnoïdien de la cavité crânienne, avec laquelle il communique d'ailleurs par une large ouverture, située de chaque côté du trou occipital. A l'endroit où le malleus pénètre dans la cavité générale, la membrane fibreuse (expansion de la dure mère) de la fossa adhère assez intimement à l'osselet pour clore complètement la fossa auditoria.

On sait que la vessie natatoire des Cyprins est divisée en deux

loges antérieure et postérieure, la vessie crâniale et la vessie caudale. SAGEMEHL [91] émit l'hypothèse que l'apparition de la vessie crâniale était en rapport avec la formation de l'appareil de WEBER. J'ai déjà insisté, dans un travail antérieur, sur la très grande vraisemblance de cette opinion. Je considère la vessie crâniale comme une portion individualisée de la vessie, plus élastique et plus extensible, apparue secondairement et intimément liée au fonctionnement de l'appareil de WEBER.

2° COBITIDÉS. — La vessie natatoire des Loches fut décrite pour la première fois par SCHNEIDER [92], en 1789. Elle fut étudiée à nouveau par WEBER [103], en 1820, qui découvrit ses connexions avec l'oreille; puis par LEYDIG [53] en 1853 et récemment par JACOBS [49] qui ne fit pas mention de ses rapports avec l'organe de l'ouïe. En 1899, J. NUSBAUM et SIDORIAK [70], précisèrent les rapports exacts de la vessie natatoire et de ses connexions avec l'oreille. On sait que la vessie des Loches est petite et enfermée dans une capsule osseuse, formée par des pièces vertébrales et costales fusionnées. Elle se compose, comme celle des Cyprinidés, de deux parties : une partie crâniale, divisée par une sangle médiane fibreuse en deux lobes latéraux, et qui remplit presque toute la cavité osseuse; une partie postérieure, située hors de la cavité osseuse, extrêmement petite, réduite à la grosseur d'un grain de mil. La capsule osseuse présente cinq orifices. Par l'orifice postérieur, la vessie postérieure s'unit à la vessie antérieure. Les deux orifices latéraux, dont les bords sont prolongés, à travers les muscles, jusqu'à la peau, permettent à la vessie de se mettre en rapport immédiat, avec la peau de la région située en arrière de l'opercule. Les deux orifices antérieurs servent au passage des mallei, qui se fixent au sac externe de la vessie. Les osselets sont à peu près semblables à ceux des Cyprins; l'incus est réduit à l'état d'un petit nodule osseux, inclus dans le tendon unissant le stapes au malleus. Les atria communiquent indirectement par les *ductus submembracei* (J. NUSBAUM et SIDORIAK) avec l'espace lymphatique du cavum sinus imparis. Les osselets sont enfermés dans deux cavités latérales, formées par les côtes de la 2^e vertèbre modifiées en prolongements aliformes. Entre la vessie natatoire et sa capsule osseuse existe un espace lymphatique, qui communique avec ceux qui remplissent les cavités costales latérales.

Le rapport que j'ai signalé, à propos des Cyprins, entre le

développement de la vessie crâniale et l'existence des osselets de WEBER est ici plus net encore : seule, la vessie antérieure est bien développée ; la vessie postérieure est rudimentaire. Par ses rapports plus directs avec la peau, la vessie devient susceptible de transmettre du labyrinthe, avec plus de sensibilité, les variations de la pression extérieure.

3° SILURIDÉS. — Décrites par WEBER chez *Silurus glanis*, les connexions de la vessie des Silures avec l'oreille ont été surtout étudiées par BRIDGE et HADDON [14]. L'appareil de WEBER diffère très peu de ce que l'on observe chez les Cyprins. La vessie natatoire est ordinairement grande et triloculaire ; mais elle peut être simple, double ou compliquée par des septa additionnels ; quelquefois, elle est entièrement ou partiellement enfermée dans une capsule osseuse. Quelques Silures (Ariinées, *Callichrous*, Cryptoptère) ont une vessie non limitée à la cavité abdominale, mais qui présente des expansions latérales qui se mettent en rapport avec la peau, à travers les parois musculaires dorsale et ventrale.

4° CHARACINIDÉS. — La vessie natatoire des Characinidés fut étudiée par HEUSINGER [46] en 1826, puis par SAGEMEHL [90] : elle est divisée en deux lobes antérieur et postérieur, comme celle des Cyprins. La vessie antérieure est cordiforme ; les deux saillies latérales étant séparées par une sangle médiane. La tunique externe (membrane nacrée) se prolonge en avant en un ruban fibreux : celui-ci passe au-dessus de l'œsophage, puis, se divise, à la base du crâne, en deux bandes (entre lesquelles passe l'aorte) qui s'insèrent de chaque côté à l'occipital basilaire et à l'extrémité postérieure du parasphénoïde. SAGEMEHL pense que ce ruban représente le reste du rapport direct entre la vessie et la base du crâne qui a dû exister chez les ancêtres des Cyprins, comme c'est actuellement le cas pour *Clupea Harengus*. L'appareil de WEBER, constitué ici suivant le type général, serait une disposition secondaire. L'extension en arrière des espaces lymphatiques de la dure mère aurait provoqué ce recul de la vessie.

5° GYMNOTIDÉS. — La vessie natatoire des Gymnotes est divisée en deux parties, antérieure et postérieure, réunies par un canal long et étroit, d'où part le canal pneumatique (REINHARDT [82]). Les connexions avec l'oreille, construite suivant le type général, furent signalées pour la première fois par BAR, en 1835.

Quelle est la signification morphologique des « osselets auditifs » des Poissons. WEBER les considéra comme homologues des osselets de l'ouïe des Mammifères et leur donna les noms de malleus, incus, stapes. BAR, HEUSINGER, DUVERNOY et CUVIER confirmèrent cette homologie.

ET. GEOFFROY ST-HILAIRE, en 1824, supposa que ces osselets étaient formés de pièces provenant des arcs supérieurs des trois premières vertèbres. AUGUST MÜLLER [64] et BAUDELLOT [3], indépendamment l'un de l'autre, indiquèrent qu'ils provenaient des arcs supérieurs et inférieurs des vertèbres. Cette opinion fut confirmée dans ses grandes lignes par les recherches ultérieures de J. NUSBAUM [68]; SÖRENSEN [96]; BLOCH [7]; SAGEMEHL [91]; BRIDGE [13]; SIDORIAK [94]. Pour éviter toute confusion ultérieure, BRIDGE et HADDON modifièrent les noms donnés par WEBER aux osselets. Ils proposèrent « *scaphium* » au lieu de stapes, en raison de la forme en coquille de cet osselet; « *intercalarium* » au lieu d'incus, en raison de sa situation entre le stapes et le malleus; enfin « *tripus* » au lieu de malleus, en raison de ses trois appendices. Le nom de *claustrum* peut être conservé au quatrième osselet, qui ne peut être homologué à aucune formation semblable chez les Mammifères.

Si les auteurs sont d'accord pour déclarer que ces pièces osseuses proviennent des quatre premières vertèbres, la plus grande confusion règne, parmi leurs conclusions, lorsqu'il s'agit de savoir de quelle pièce vertébrale chacun d'eux tire exactement son origine. C'est ainsi que le *claustrum* proviendrait, d'après SÖRENSEN, de l'os commissural de la 1^{re} vertèbre, fermant en haut le canal médullaire; pour J. NUSBAUM et pour BRIDGE, de l'apophyse épinière de la 1^{re} vertèbre; pour SAGEMEHL, de la partie occipitale du crâne; pour WRIGHT RAMSAY [106], de l'apophyse épineuse soudée à des cartilages, constituant un ensemble analogue aux os intercalaires des Sélaciens; enfin pour BLOCH le *claustrum* dériverait des cartilages situés entre l'arc et la moelle épinière.

Dans un travail récent, M^{me} CAROLINE REIS [83], d'après l'ensemble des recherches de tous ces auteurs et d'après les siennes propres, est arrivée aux conclusions suivantes: les *claustra* sont l'apophyse épinière de l'arc de la première vertèbre. Les *stapedes* représentent les branches de l'arc supérieur de la 1^{re} vertèbre. Les *incudes*, lorsqu'ils ne sont pas rudimentaires, sont les branches de l'arc supérieur de la 2^e vertèbre. Les *mallei* sont les branches de l'arc

inférieur de la 3^e vertèbre : les uns les considèrent comme les apophyses transverses ; les autres, avec plus de vraisemblance, comme des côtes modifiées.

II. — Rôle des connexions de la vessie natatoire avec l'appareil acoustico-labyrinthique.

Quelle est la signification physiologique de ces connexions ? WEBER, qui les découvrit, pensa que la vessie natatoire jouait le rôle d'un organe de résonance qui renforcerait les vibrations sonores, transmises par l'eau aux flancs de l'animal, et que les osselets, ou, à leur défaut, les prolongements creux de la vessie, transmettaient à l'oreille ces vibrations ainsi amplifiées. Il vérifia que la compression, avec le doigt, de la vessie mettait en mouvement le système articulé des osselets et que l'on pouvait ainsi augmenter ou diminuer la pression des espaces périlymphatiques.

Ce rôle auditif de la vessie natatoire, admis par CUVIER, reproduit récemment par J. NUSBAUM et S. SIDORIAK, me paraît inadmissible. En effet, l'oreille des Poissons est limitée à l'oreille interne et cette simplicité paraît être en rapport avec la transmission plus parfaite du son par les milieux liquides que par les milieux aériens. Si la vessie était un organe de résonance, on ne comprendrait pas pourquoi ses connexions avec l'oreille ne se rencontrent que dans quelques groupes de Poissons et il est difficile d'admettre que les Poissons, dépourvus de vessie, soient frappés de surdité.

Cette hypothèse ne saurait d'ailleurs expliquer la division en deux lobes, dont l'antérieur plus élastique, qui caractérise la vessie des Poissons pourvus de l'appareil de WEBER. Frappé par cette disposition bilobée de la vessie, J. MÜLLER [66] échafauda, à ce sujet, une théorie lui attribuant un rôle hydrostatique. Cette théorie du refoulement alternatif, vulgarisée par MONOYER [59], soutenue récemment par JÆGER [50] repose, comme nous le verrons plus loin, sur une inexactitude anatomique, et se trouve contraire aux faits de l'expérience.

SAGEMEHL [90] fit nettement remarquer le rapport qui existe entre la présence des osselets de WEBER et la division en deux parties de la vessie. Il pensa que la vessie crâniale servait à transmettre au cerveau les variations de volume même très faibles de l'organe tout entier. J. MÜLLER [66] puis MONOYER [59] et CHARBONNEL-SALLE ont

fait voir, en effet, que la vessie crâniale jouissait d'une expansibilité et d'une élasticité plus grandes que la vessie caudale. Pour mettre en évidence ces propriétés du lobe crânial, ces auteurs produisaient à l'intérieur de la vessie une pression plus ou moins grande, ou la soumettaient à une diminution de la pression extérieure.

Afin d'étudier de plus près le phénomène, j'ai photographié une vessie de Tanche, à divers degrés de distension. J'ai pu constater, que la vessie caudale, si elle n'est pas, comme le prétend JÆGER, absolument inextensible, se dilate beaucoup moins que la vessie crâniale. Celle-ci augmente de volume, surtout au niveau des deux saillies antérieures et latérales séparées par la sangle médiane fibreuse, saillies qui viennent précisément butter contre les extrémités postérieures des mallei.

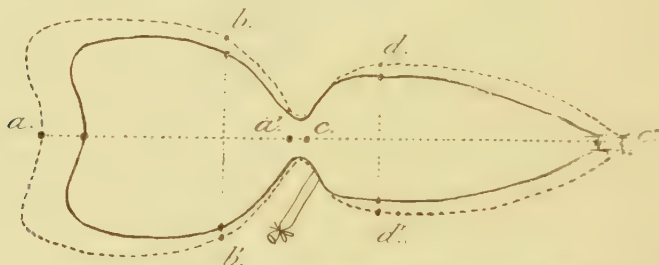


FIG. 4. — Dessin schématique représentant l'accroissement relatif des différents diamètres de la vessie natatoire.

J'ai mesuré, sur les épreuves photographiques, les quatre diamètres suivants (fig. 4).

1^o diamètre longitudinal $a\ a'$ de la vessie crâniale.

2^o diamètre transversal $b\ b'$ de la vessie crâniale.

3^o diamètre longitudinal $c\ c'$ de la vessie caudale.

4^o diamètre transversal $d\ d'$ de la vessie caudale.

Voici les résultats d'une expérience.

	1 ^{re} pression	2 ^e pression plus forte.	Accroissement
$a\ a'$ —	2 ^o , 1	2 ^o , 6	0, 50
$b\ b'$ —	1, 75	1, 9	0, 15
$c\ c'$ —	2, 95	3, 12	0, 17
$d\ d'$ —	1, 25	1, 36	0, 11

La vessie crâniale peut donc rendre le labyrinthe sensible, grâce à l'appareil de WEBER, à des variations de la pression extérieure très

faibles et telles qu'un organe, comme la vessie caudale, rendu rigide par des bandes fibreuses, serait incapable de les transmettre.

C. HASSE [45], en 1873, indiqua, le premier, que la vessie devait être considérée comme un organe barométrique, capable de renseigner le Poisson sur l'état de distension de sa vessie, état conditionné par la pression extérieure. SAGEMEHL [91] pensa que les variations perçues étaient moins celles de la hauteur de la colonne d'eau, que celles de la pression atmosphérique. L'appareil servirait donc à « renseigner » le Poisson non pas sur la profondeur à laquelle il se trouve, mais sur les changements de la pression atmosphérique et par suite sur les changements du temps. Cette opinion se basait sur ce fait que la vessie des Loches, qui ne saurait en raison de son faible volume jouer un rôle hydrostatique, et qui se met directement en rapport avec la peau, paraît être un organe sensoriel, spécialement sensible aux variations de la pression atmosphérique. De fait la Loche est communément désignée en Allemagne, sous le nom de « Wetterfisch », poisson baromètre.

Après avoir examiné les différentes hypothèses relatives au rôle des connexions de la vessie avec l'oreille, BRIDGE et HADDON concluent que le plus légitime est de penser que la vessie transmet au labyrinthe ses variations de volume, en fonction du niveau de l'eau dans lequel se trouve le Poisson. C'est aussi l'opinion de WRIGHT RAMSAY [106].

Il ne s'agit jusqu'ici que de vues hypothétiques plus ou moins vraisemblables. Cependant, au point de vue théorique, une considération demeure indiscutable. La vessie aérienne subit passivement des variations de volume, conditionnées par les modifications de la pression extérieure, que celles-ci soient dues à la plus ou moins grande hauteur de la colonne d'eau ou aux variations de la pression barométrique. La pression qui agit sur la vessie est la pression totale, résultant de ces deux pressions élémentaires. Or toute augmentation ou diminution de volume de la vessie comprime ou déprime les espaces périlymphatiques avec lesquels elle entre en connexion. Les changements de tension de ce milieu retentissent sur le labyrinthe membraneux, sans qu'on puisse dire quelle partie est plus particulièrement impressionnée par ces variations.

Il n'est pas possible de savoir si le Poisson est ou non « renseigné » sur l'état de tension de sa vessie ; mais il est permis de penser que les variations de volume du sac aérien sont le point de départ de

divers actes réflexes, dont l'étude peut être abordée expérimentalement.

Au cours de leurs recherches F. HOUSSAY et P. BONNIER [9] ont constaté que la ponction de la vessie des Cyprins produisait divers troubles réflexes : d'abord une sorte d'anxiété et de suractivité respiratoire ; d'autre part des troubles remarquables dans le maintien de l'attitude. Tandis que les troubles observés à la suite des lésions du labyrinthe n'apparaissaient qu'à l'occasion des mouvements de natation, ceux qui suivaient la ponction de la vessie compromettaient même l'équilibration passive.

Considérant les rapports étroits qui peuvent exister entre l'appareil de l'équilibration et les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire, organe jouant un rôle très important dans la station, la locomotion et l'attitude de l'animal, j'ai été amené à rechercher s'il n'y avait pas quelque connexion physiologique entre les impressions labyrinthiques et le fonctionnement du sphincter pneumatique.

Des expériences, que je relate plus loin, établissent que le relâchement de ce sphincter lors de la sortie des gaz, relâchement supprimé par l'anesthésie, ne se produit que si les rapports entre la vessie crâniale et le labyrinthe existent dans toute leur intégrité.

Pour rompre la communication entre la vessie natatoire et les osselets de WEBER, j'enfonçais délicatement un stylet à extrémité renflée et arrondie, à travers les muscles perforés au préalable. Le point d'élection se trouve un peu en arrière de l'apophyse transverse de la troisième vertèbre et au point d'intersection de deux lignes : l'une, longitudinale, parallèle à la ligne latérale et passant par le centre de l'œil ; l'autre, perpendiculaire à la précédente et tangente au bord postérieur de la nageoire.

Avec un peu d'habitude, on arrive, après avoir contourné le rein, à sentir, sous le stylet, la vessie lisse et rénitente ; on dilacère ensuite la membrane nacrée de façon à déchirer et à isoler le faisceau qui la relie au malleus. L'opération, ayant été pratiquée d'un côté, est recommencée de l'autre et suivant la même méthode. Quelquefois, je faisais une incision dans les muscles, parallèlement à l'apophyse transverse de la troisième vertèbre ; je pouvais ainsi rompre, sous le contrôle de la vue, le faisceau unissant la vessie au malleus.

Avant d'être opéré, le Poisson était soumis à l'action de la machine pneumatique : je notais pour quelle diminution de pression

il commençait à expulser de l'air. Quelques jours après, lorsque le gaz était reformé dans la vessie, le Poisson était opéré, puis soumis un peu après à une nouvelle décompression : je notais à nouveau, à quel moment il expulsait les premières bulles de gaz. L'autopsie était pratiquée, aussitôt après l'expérience, pour s'assurer qu'aucun organe n'avait été lésé, pendant l'opération.

	<i>Pression à laquelle commence le dégagement des bulles</i>	<i>Différence</i>
<i>Expérience 1.</i>		
3 Mai : Tanche normale.....	4 °, 5	10 °.
6 Mai : Tanche opérée.....	14 °, 5	
Autopsie : opération réussie.		
<i>Expérience 2.</i>		
8 Juillet : Tanche normale....	5 °, 5	8 °.
11 Juillet : Tanche opérée.....	13 °, 5	
Autopsie : opération réussie.		
<i>Expérience 3.</i>		
9 Juillet : Tanche normale....	3 °, 3	9 °, 2.
13 Juillet : Tanche opérée.....	12 °, 5	
Autopsie : opération réussie.		
<i>Expérience 4.</i>		
13 Juillet : Tanche normale....	3 °, 2	8 °.
16 Juillet : Tanche opérée.....	11 °, 2.	
Autopsie : opération réussie.		

Dans les expériences où la rupture du faisceau de la membrane nacrée n'était pas accomplie ou l'était incomplètement, la Tanche expulsait de l'air, avant et après l'opération, à des dépressions égales ou très voisines.

Dans une autre série d'expériences, je produisais, à l'intérieur de la vessie d'une Tanche vivante et non opérée, la pression maxima qu'elle pût supporter, sans expulser de l'air. L'expérience était recommencée, après opération. La pression était produite avec une seringue et mesurée par un manomètre à eau.

Expérience. — 12 Juillet. — Une Tanche supporte une pression de 52 centimètres d'eau (4 cent. de mercure) sans expulser de l'air. Si on élève la pression à 55 cent. le dégagement de bulles commence. Le Poisson est alors opéré comme précédemment. On peut ensuite

produire à l'intérieur de sa vessie une pression de 160 centimètres d'eau (12 c. de mercure) sans qu'une seule bulle ne soit expulsée. L'animal eût sans doute supporté une pression plus forte; mais la hauteur du tube manométrique était limitée. Après la mort, l'air s'échappa en abondance par le canal pneumatique et la pression dans la vessie garda une valeur constante de 25 centimètres d'eau.

Le fonctionnement normal du sphincter pneumatique est donc lié à l'intégrité des connexions de la vessie crâniale avec le labyrinthe. L'augmentation de volume de la vessie paraît produire dans le labyrinthe, par l'intermédiaire des osselets de WEBER, une excitation, qui détermine l'action inhibitrice et par suite le relâchement du sphincter.

Ce mécanisme, ainsi mis en évidence par l'expérience, ne définit sans doute pas toute la fonction de la vessie natatoire, considérée dans ses rapports avec le labyrinthe.

Dans un travail récent, S. BAGLIONI [2], qui n'a pas eu connaissance de mes recherches sur la fonction de l'appareil de WEBER (1904), pense que la vessie est le point de départ de divers actes réflexes. Il rappelle que chaque fois que le Poisson, par suite d'une variation de volume de sa vessie, est attiré à la surface ou vers le fond, il lutte contre cette tendance par d'actifs mouvements de nageoires. Le point de départ de ces mouvements réflexes ne serait autre que la vessie natatoire elle-même, sorte d'organe sensoriel, dont les parois seraient le siège d'excitations, dues aux variations de volume de l'organe. « Ces excitations spécifiques, dit-il, déterminent par voie réflexe, vraisemblablement par le labyrinthe, des mouvements de natation réglés et coordonnés, qui ont pour but immédiat, de porter le corps du Poisson dans un niveau convenable ». Chez les Poissons, dont la vessie n'entre pas en relation avec l'appareil labyrinthique, les excitations nécessaires se produiraient au niveau des terminaisons nerveuses, que DEINEKA [27] a mis en évidence dans les parois de la vessie. Cette hypothèse de S. BAGLIONI paraît être très vraisemblable.

CHAPITRE IX

LA VESSIE NATATOIRE ET L'ATTITUDE
DU POISSON.

Il convient d'étudier, d'une part, le rôle que la vessie natatoire peut jouer dans le maintien de la position normale du Poisson, en décubitus abdominal, et d'autre part quelle est l'influence de cet organe sur les changements d'attitude que présente le Poisson, lorsqu'il s'élève ou s'abaisse.

1^o MAINTIEN DU DÉCUBITUS ABDOMINAL. — On sait qu'un grand nombre de Poissons, lorsqu'ils sont morts, flottent à la surface, le ventre en l'air. Il semble donc que la vessie natatoire, allégeant la moitié inférieure du corps, tend à renverser sens dessus dessous le corps du Poisson et que ce dernier ne peut conserver son équilibre que par des mouvements légers, mais incessants de ses nageoires. C'est ce que montrent, en particulier, les expériences de MONOYER [59]. D'après cet auteur, les Poissons, dont toutes les nageoires ont été sectionnées, ou qui ont été paralysés par la section de la moelle, se retournent sur le dos et ne peuvent récupérer leur équilibre : « L'équilibre des Poissons est instable, dit-il, c'est-à-dire que leur centre de gravité est au-dessus du centre de poussée, lorsqu'ils sont dans le décubitus abdominal » ; aussi « le jeu des nageoires et, plus particulièrement de la caudale, est nécessaire au maintien du décubitus abdominal ». MONOYER eut soin de spécifier que ces conclusions n'étaient pas susceptibles de généralisation et ne valaient que pour les Poissons, sur lesquels il avait expérimenté (Ablette, Goujon, Gardon, Barbeau, Perche). REGNARD [81] remarqua de même, qu'une Ablette, dont on a coupé les nageoires, arrive à la surface, le ventre en l'air, et conclut que l'équilibre du Poisson est peu stable. « On sait en effet, qu'un violent coup de queue peut le rompre et que le Poisson effrayé se retourne parfois, le ventre en haut, dans une fuite si rapide ». MARANGONI [55] arrive à une conclusion analogue.

Il semble cependant qu'il faille distinguer deux cas. 1^o Il est des Poissons chez lesquels la vessie occupe principalement la moitié

supérieure du corps. Le centre de gravité ainsi abaissé, se trouve au-dessous du centre de figure et l'animal possède, de ce fait, un équilibre relativement stable. 2° Chez d'autres Poissons, la vessie allège surtout la moitié inférieure du corps; le centre de gravité se trouve au-dessus du centre de poussée et le Poisson est alors en équilibre instable.

C'est ce que mettent en évidence les recherches expérimentales de A. JÉGER [50]. Cet auteur étudie d'une part des Poissons chez lesquels la vessie occupant surtout la région dorsale du corps, le centre de gravité de l'animal est au-dessous du centre de poussée (Perche, Tanche, Goujon) et d'autre part des Poissons, chez lesquels, la vessie occupant surtout la moitié inférieure du corps, le centre de gravité se trouve au-dessus du centre de poussée (Brochet, Gardon).

A. JÉGER constate que chez tous ces Poissons la section des nageoires horizontales n'amène pas de troubles marqués de l'équilibre; mais si on y ajoute la section des nageoires verticales, y compris la nageoire caudale, les effets observés sont différents. Les Poissons du premier groupe (Perche, Tanche, Goujon) nageaient avec incertitude, mais pouvaient encore maintenir leur équilibre. Le Brochet inclinait l'axe de son corps tantôt à droite, tantôt à gauche; la plupart du temps il restait sur le sol, appuyé sur ses moignons. Quant au Gardon, il se trouvait renversé, le ventre en haut, et se déplaçait dans cette situation anormale.

Il résulte de ces recherches que, si dans certains cas la vessie tend à détruire l'équilibre du Poisson, elle contribue le plus souvent au maintien de cet équilibre, en allégeant la partie dorsale qui est la plus lourde. « La présence d'une cavité pneumatique, dans la moitié supérieure, d'un poids minime par rapport à son volume, joue, en quelque sorte le rôle d'un lest négatif. C'est un appareil d'allègement, qui fait redescendre le centre de gravité au dessous du centre de figure et assure à l'appareil flottant une stabilité relative, assez précaire d'ailleurs. » (P. BONNIER [9].)

2° CHANGEMENTS D'ATTITUDE DU POISSON PENDANT LA MONTÉE OU LA DESCENTE.

Lorsqu'un Poisson s'élève, il se déplace obliquement, la tête dirigée vers la surface; lorsqu'il s'abaisse, il progresse, la tête dirigée vers le fond.

Frappé par l'existence, chez les Cyprins, d'une vessie divisée en deux lobes antérieur et postérieur, auxquels il attribuait la propriété

contractile (le lobe antérieur étant le plus extensible), J. MÜLLER [66] estima que cette disposition était en rapport avec les changements d'attitude de l'animal, au cours de ses déplacements.

« Ces particularités de structure, nous dit CHARBONNEL-SALLE, cette différence de propriétés physiques, ont suggéré, assez naturellement, il faut en convenir, l'idée d'un refoulement possible des gaz d'une loge de la vessie dans l'autre, soit par le jeu des fibres musculaires propres de la paroi (dont nous contestons absolument l'existence), soit par les muscles pariétaux du tronc. Ainsi, au gré du Poisson, tantôt la partie antérieure du corps, tantôt la postérieure seraient allégées ; de là, déplacements du centre de poussée sur l'axe antéro-postérieur et facilité plus grande à changer de direction. L'axe du corps ayant été par ce mécanisme, dirigé dans le sens voulu, les nageoires se chargent d'exécuter le mouvement de progression ».

MONOYER [58] contribua à vulgariser cette théorie, en publiant deux observations fortuites qui ne paraissent pas bien probantes. De l'aveu même de l'auteur, la démonstration n'est pas rigoureuse. « Je ne suis pas encore en mesure, dit-il, de donner une démonstration complète et irréfutable de cette proposition ». A. JÆGER a récemment soutenu à nouveau la théorie de J. MÜLLER.

Cependant, CHARBONNEL-SALLE [18] démontra, à l'aide de la méthode graphique, appliquée suivant le dispositif que j'ai déjà décrit en détail, le manque de fondement de l'hypothèse de J. MÜLLER. Il fit remarquer, que l'absence de compression active de la vessie, lors des changements de niveau (ainsi que cela résulte de ses expériences) était contraire à l'idée d'un déplacement alternatif de la masse gazeuse d'arrière en avant ou réciproquement. De plus, lorsque les contractions des muscles des parois latérales se font sentir profondément et compriment la vessie, celle-ci se trouve pressée également dans toutes ses parties. Deux trocars, enfoncés l'un dans le flanc droit, l'autre dans le flanc gauche d'une Tanche, font communiquer les deux loges de la vessie avec deux tambours à levier. Les secousses musculaires se traduisent, sur les deux graphiques, par des courbes de similitude absolue : « De forme tout à fait identique, ces secousses sont synchrones par leurs débuts, leurs sommets et leurs fins ».

Il faut donc rejeter l'hypothèse des déplacements actifs de la masse gazeuse : « ces prétendues actions adjuvantes de la locomotion ».

tion, dénuée de toute preuve positive, sont contraires aux résultats de l'expérience ».

D'ailleurs, les simples variations passives de volume que subit la vessie, lorsque le Poisson s'élève ou s'abaisse, peuvent faciliter le changement d'attitude que présente alors l'animal. J'ai déjà insisté, à plusieurs reprises, sur l'expansibilité et l'élasticité plus grande de la vessie crâniale. On comprend aussitôt que, pour une certaine augmentation de volume, l'augmentation partielle de la vessie crâniale est plus grande que celle de la vessie caudale; de même pour une diminution de volume donnée, la diminution porte surtout sur la vessie crâniale. La partie antérieure du Poisson est ainsi rendue plus légère quand celui-ci s'élève, plus lourde quand il s'abaisse. Mais ce sont là des variations passives qui résultent de la locomotion et ne la conditionnent pas.

CHAPITRE X.

FONCTION RESPIRATOIRE ET FONCTION
PHONATRICE DE LA VESSIE NATATOIRE. —
ABSENCE DE LA VESSIE NATATOIRE.

I. — Fonction respiratoire.

La vessie natatoire de quelques Poissons Ganoides (*Lepidosteus* ; *Amia*) est adaptée à la respiration aérienne, à la façon d'un poumon. Une semblable adaptation paraît être tout à fait exceptionnelle chez les Téléostéens. Les anciens naturalistes attribuaient, cependant, volontiers à la vessie natatoire un rôle respiratoire : cette opinion fut avancée par RONDELET [88], VIRELET, entre autres. FISCHER [95] émit l'hypothèse que la vessie servait à séparer l'oxygène dissous dans l'eau, tandis que les branchies sépareraient ce gaz de l'eau elle-même. NITSCH (*Commentatio de respiratione animalium*, *Viterbergue*) soutint une opinion analogue. Ces vues hypothétiques n'ont plus qu'un intérêt historique.

D'après JOBERT [51], la vessie natatoire de certains Téléostéens du Brésil (*Sudis gigas* ; *Erythrinus taeniatus*, *E. braziliensis*) servirait réellement à la respiration de l'animal. La ligature du canal pneumatique déterminerait en effet, la mort du Poisson par asphyxie.

J. MÜLLER fit remarquer, avec juste raison, que la vessie natatoire, en raison de sa vascularisation, ne pouvait être considérée comme un organe respiratoire : « Le principal caractère d'un poumon est, dit-il, d'avoir des vaisseaux sanguins se divisant dans l'organe respiratoire, des artères qui, à l'inverse des autres artères du corps, contiennent un sang noir, tandis que les veines contiennent un sang rose. Ce n'est pas le cas chez le Polyptère. Les artères du sac naissent des veines de la dernière branchie, qui n'est qu'une demi-branchie, les veines se jettent dans le foie.... »

» Les vessies celluleuses ne sont en aucune façon des poumons ; j'ai en effet trouvé, chez les Erythrins, que les vaisseaux se distinguent complètement des vaisseaux des organes respiratoires, que leurs

artères viennent des artères du corps et leurs veines retournent aux veines du corps.

» Il est par là établi, que les vessies natatoires, dans tous les cas, qu'elles soient celluleuses, comme celles des Reptiles, ou non, qu'elles aient leur ouverture dans le pharynx du côté du ventre, du dos, ou sur le côté, demeurent une vessie natatoire et que les poumons et les vessies natatoires sont anatomiquement et physiologiquement complètement distincts ».

La vessie est cependant parfois le siège de phénomènes respiratoires. A. MOREAU [61] constata que des Cyprins, qui, ayant sauté hors d'un bassin, étaient morts à terre, offraient, dans leur vessie natatoire, une proportion de gaz carbonique, supérieure à celle des autres Cyprins restés dans le bassin.

A. MOREAU expérimenta sur des Perches. Les unes sont sacrifiées immédiatement par section de la moelle ; l'air de la vessie renferme 19 à 25 pour 100 d'oxygène. Les autres, placées dans une eau mal aérée et non renouvelée, meurent au bout de 24 heures : l'air de leur vessie renfermait 95 % d'azote ; le reste était du gaz carbonique ; tout l'oxygène avait disparu.

Un *Labrus*, placé dans des conditions spéciales où la proportion d'oxygène s'élève environ à 80 % et au delà, est soumis à une asphyxie prompte en le plaçant dans une quantité d'eau qui lui permettrait à peine de se mouvoir : la proportion d'oxygène qui persistait dans l'intérieur était encore de 56 % après la mort.

JACOBS [49] faisait vivre une anguille pendant un temps plus ou moins long hors de l'eau. D'après HÜFNER, ce Poisson renferme normalement dans la vessie 44,7 % d'oxygène et 3,29 % de gaz carbonique. Une anguille, qui était morte après 36 heures de séjour dans l'air, avait une vessie complètement vide. L'auteur en conclut que la vessie aurait la signification fonctionnelle d'un réservoir de gaz respirable, utilisable en cas de nécessité.

D'ailleurs « les phénomènes d'hématose ou de respiration qu'on observe à la surface de la vessie natatoire ne se font pas, même dans les espèces les mieux douées, au point de vue de la circulation de l'organe, avec une très grande facilité ». Lorsque l'oxygène diminue beaucoup dans le sang, par suite de l'asphyxie, une partie du gaz oxygène de la vessie est résorbée. Mais cet oxygène, ayant été sécrété par le Poisson, à l'intérieur du réservoir gazeux, on peut dire qu'il vit aux dépens de sa propre substance. « Cette remarque,

ajoute A. MOREAU, suffit pour donner à cette fonction respiratoire son véritable caractère et dire qu'elle est accidentelle chez le Poisson ».

II. — Fonction phonatrice.

Les naturalistes ont depuis longtemps signalé l'existence de Poissons producteurs de sons. DUFOSSE [30], dans une série de communications à l'Académie des Sciences, signala divers mécanisme phonateurs et créa, pour désigner le phénomène, le terme d'*Ichthyopsophose*. Les recherches des auteurs qui suivirent, tels que SÖRENSEN [95]; HADDON [43]; MÖBIUS [57] MOSELEY [63] précisèrent nos connaissances sur ce point.

Il ne m'appartient pas d'étudier ici les différents bruits, réunis sous le nom de stridulation, qui n'ont aucun rapport avec la vessie natatoire. Ils se trouvent d'ailleurs étudiés dans les traités classiques. (T. W. Bridge, in the Cambridge natural history, p. 356).

Pour expliquer les « bruits de souffle » que produisent divers Poissons, tels que l'Anguille, la Carpe, la Loche, le *Silurus glanis*, DUFOSSE admit que ces bruits étaient produits par le passage des gaz de la vessie à travers le canal pneumatique et la bouche. Cette explication me paraît inexacte. J'ai vu, maintes fois, les Cyprins expulser de l'air, dans diverses conditions, sans que cette expulsion s'accompagnât de la production d'aucun bruit. D'ailleurs, l'étroitesse de la lumière du canal ne laisse sortir les gaz que sous la forme de bulles très fines, qui se rassemblent dans le pharynx, avant d'être expulsées.

Chez certains Poissons, ainsi qu'il résulte des recherches de DUFOSSE, de A. MOREAU, certains muscles en rapport avec la vessie produisent des sons, que la vessie natatoire renforcerait.

Chez l'*Auchenipterus nodosus*, Siluroïde de l'Amérique du Sud, certains muscles mettent en mouvement une pièce osseuse, jouant le rôle d'un ressort et relié à la vessie. Ils impriment ainsi à la vessie, par leur contraction et leur relâchement alternatif, un mouvement vibratoire.

Les vessies pourvues de ce rôle phonateur sont fréquemment pourvues de diverticules et de septa, qui paraissent destinés à renforcer les sons produits.

Quelquefois les muscles qui s'insèrent sur la vessie sont des

muscles des parois latérales du corps ou de la ceinture scapulaire (Lyres, Maigres, Ombrines).

A. MOREAU étudia expérimentalement la production des sons, émis par les Trigles ou Grondins. La vessie natatoire des Trigles (*T. hirundo*) est munie de muscles striés épais et forts, innervés par « deux nerfs volumineux, naissant de la moelle épinière, au-dessous des nerfs pneumogastriques et tout près de la première paire dorsale. La membrane muqueuse de la vessie natatoire forme, en s'adossant à elle-même, un repli ou diaphragme, qui subdivise la cavité en deux cavités secondaires, communiquant entre elles, par une ouverture circulaire, analogue à l'ouverture pupillaire ». Ce diaphragme renferme des fibres musculaires lisses circulaires, disposées en sphincter et des fibres lisses radiées.

A. MOREAU put reproduire les sons caractéristiques des Grondins, en excitant, soit les nerfs qui se rendent à la vessie natatoire, soit directement les muscles de la vessie. Ayant sectionné l'extrémité postérieure de la vessie, la galvanisation des nerfs ne produisait plus de sons; mais on pouvait voir le diaphragme entrer en vibrations.

Je ne m'étendrai pas davantage sur ces mécanismes producteurs de son, dont l'étude est devenue classique.

III. — Disparition de la vessie natatoire.

On sait que la vessie natatoire manque chez tous les Cyclostomes et les Sélaciens. Les diverticules œsophagiens, signalés par MICKULO MACLAY (1867) chez des embryons de Sélaciens, revus par P. MAYER (1894), qui les observa, même sur des *Mustelus* adultes, ne paraissent avoir que des rapports très hypothétiques avec la vessie natatoire.

Un assez grand nombre de Téléostéens sont, à l'état adulte, dépourvus de vessie natatoire. Des listes de ces Poissons sans vessie ont été publiées par DELAROCHE [28]; H. MILNE EDWARDS [56]; STANNIUS [98]; S. BAGLIONI [2]. Cette absence de vessie fut un argument que l'on opposa souvent à la théorie de BORELLI (GOURIET). L'étude la plus intéressante consiste à rechercher quelles relations existent entre la disparition de la vessie natatoire et les conditions éthologiques dans lesquelles se trouvent les Poissons.

Certaines familles de Téléostéens sont entièrement dépourvues de vessie natatoire. Quelques autres (Scombridæ, Blenniidæ, Polynemidæ) offrent des genres pourvus de vessie, tandis que d'autres

en sont privés. Enfin, dans un même genre, les espèces peuvent se comporter différemment. C'est ainsi que deux espèces de Maquereaux, *Scomber colias* LIN. et *S. pneumatophorus* ont une vessie natatoire, alors que le Maquereau commun (*S. scombrus* LIN.) ne possède pas cet organe.

S. BAGLIONI [2] a récemment soutenu que l'absence de vessie natatoire caractériserait les Poissons de fond, les Poissons « benthoniques » selon son expression, tandis qu'elle se rencontrerait chez les Poissons « nektoniques ».

Quelques Ichthyologues avaient déjà signalé cette relation entre l'absence de vessie et la vie des Poissons sur le fond de la mer : c'est ce qu'avaient remarqué F. DAY [26], en étudiant les Poissons de la mer des Indes et BRIDGE ET HADDON au cours de leurs recherches sur les Silures. DAGUIN [25] avait déjà signalé, que « les Poissons qui rampent au fond des eaux n'ont pas de vessie natatoire, ou n'en ont qu'une très petite ».

Il y aurait quelques exceptions à cette règle. Le Thon a été longtemps considéré comme dépourvu de vessie ; mais il s'agit évidemment d'une erreur, car la vessie de cet animal a été décrite en détail par M. MALM dans sa « Faune du Bohuslän ». Le *Scomber scombrus* LIN., et l'*Orthogoriscus mola* BL. quoique pélagiques, ne possèdent pas de vessie natatoire.

On a pu établir, d'autre part, que maints Poissons, dépourvus à l'état adulte de vessie pneumatique, en possèdent une pendant leur jeune âge, alors qu'il ont une vie pélagique. Ces vessies natatoires destinées à subir une régression ont été signalées par CUNINGHAM [22] chez *Rhomilius laevis* ROND., EHRENBAUM [32] chez des Pleuronectidæ ; THILO [99] chez les Soles et S. BAGLIONI [2] chez *Uranoscopus scaber* LIN.

CONCLUSIONS.

I. — La vessie natatoire est un organe, dont la forme et la structure présentent des variations étendues, suivant les fonctions auxquelles la vessie est adaptée.

II. — La vessie natatoire des Cyprins n'est pas contractile ; elle est, en effet, dépourvue de fibres musculaires.

III. — Le rôle hydrostatique de la vessie aérienne n'est pas de déterminer la locomotion du Poisson par des modifications *actives* de son volume. Ces modifications actives n'existent pas. La vessie subit, au contraire, des modifications de volume *passives*, conditionnées par les changements de la pression extérieure qui s'exerce sur elle. Il en résulte que la vessie a pour rôle : 1^o de donner au Poisson la densité de l'eau, pour un certain niveau, où se trouve son plan d'équilibre ; 2^o de faciliter, par l'augmentation ou la diminution passives de son volume, la montée ou la descente du Poisson, lorsque celui-ci s'est écarté, par un mouvement initial, de son plan d'équilibre. Mais 3^o elle crée pour le Poisson un danger ; car si l'animal s'est élevé à un niveau tel, que la force de ses nageoires ne puisse plus lutter contre l'allègement dû à la dilatation de sa vessie, il est condamné à continuer le mouvement commencé, jusqu'à ce qu'il soit arrivé à la surface où il demeure énormément distendu et inerte.

IV. — La vessie est le siège de modifications de volume, actives, mais lentes. Le procédé est une augmentation ou une diminution de la quantité de gaz renfermé dans la vessie. Le niveau du plan d'équilibre du Poisson peut ainsi se déplacer.

V. — La vessie natatoire renferme les éléments de l'air atmosphérique, mais en proportion différente. Le fait le plus remarquable est la quantité, parfois considérable, d'oxygène. C'est, d'ailleurs, aux dépens de cet élément que se fait la régulation de la masse gazeuse. Toute augmentation de la quantité de gaz se fait par une *sécrétion d'oxygène* ; toute diminution, par une résorption de ce gaz. Les autres gaz ne pénètrent dans la vessie que par simple diffusion.

VI. — L'organe sécréteur d'oxygène est typiquement représenté par les corps rouges. Un corps rouge se compose d'un paquet vasculaire, disposé en réseaux admirables et d'une portion de

l'épithélium vésical différenciée en glande gazeuse. Une autre formation vasculaire, l'Oval, serait l'organe de résorption de l'oxygène.

VII. — Le canal pneumatique sert à l'évacuation au dehors, des gaz en excès. Il est pourvu, chez les Cyprins, d'un sphincter, que j'ai décrit sous le nom de *sphincter pneumatique*. Par sa tonicité, ce sphincter ne permet la sortie des gaz que lorsque leur tension, dans la vessie, a atteint une certaine valeur. A ce moment se produit en effet une action inhibitrice qui commande le relâchement du sphincter et laisse les gaz s'échapper. J'ai démontré que le point de départ de cette action inhibitrice réflexe se trouve dans les excitations que produit au niveau du labyrinthe, par l'intermédiaire des osselets de Weber, l'augmentation de volume de la vessie. Le réflexe inhibiteur ne se produit plus quand le Poisson est anesthésié ou quand on a sectionné le faisceau qui relie la vessie natatoire aux osselets de Weber.

VIII. — La vessie natatoire est en relation, chez beaucoup de Poissons, avec l'appareil labyrinthique, soit par des prolongements creux, soit par les osselets de Weber. Les Poissons pourvus de ce dernier dispositif ont en général une vessie divisée en deux parties : une vessie crâniale, plus extensible et plus élastique, et une vessie caudale. La vessie crâniale, apparue secondairement, est une partie différenciée spécialement, en rapport avec la transmission au labyrinthe, par les osselets, des variations même très faibles de la pression à l'intérieur de la vessie. La signification de cet appareil n'est pas encore complètement élucidée. Il semble servir à déterminer divers actes réflexes. J'ai mis en évidence, chez les Cyprins, le rôle qu'il joue dans l'ouverture du canal pneumatique.

IX. — La vessie occupe tantôt la région dorsale, tantôt la région ventrale du corps. Dans le premier cas, elle allège principalement la moitié supérieure du corps, le centre de gravité se trouve alors au-dessous du centre de poussée : l'équilibre est stable (Perche). Dans le second cas, elle allège la moitié inférieure du corps et le centre de gravité se trouve au-dessus du centre de poussée, l'équilibre est instable (Gardon). — Le Poisson s'élève la tête dirigée en haut et s'abaisse la tête dirigée en bas. Cette orientation n'est pas due, comme on l'avait admis, à un refoulement actif de l'air d'une vessie dans l'autre (Cyprins), car ces vessies ne sont pas susceptibles d'être

activement comprimées. Le phénomène paraît être facilité par les variations passives que subit le volume de l'organe lorsque le Poisson change de niveau. Ces variations, étant en effet plus considérables au niveau de la vessie crâniale plus élastique, allègent ou alourdissent la moitié antérieure du corps plus que la postérieure.

X. — La vessie natatoire ne remplit pas une fonction respiratoire, au sens propre du mot. En cas d'asphyxie, le Poisson peut simplement résorber en totalité ou en partie l'oxygène contenu dans sa vessie.

XI. — La vessie pneumatique, chez certains Poissons, renforce à la manière d'un organe de résonance, les vibrations produites par les contractions rapides de muscles groupés en appareils plus ou moins compliqués. Elle sert ainsi à la production des sons qu'émettent ces animaux.

XII. — Certains Poissons sont dépourvus de vessie natatoire. Sauf de rares exceptions, ce sont tous des Poissons de fond, qui restent pendant toute leur vie adulte sur le fond de la mer ; ces Poissons n'ont jamais la densité de l'eau, quel que soit le niveau auquel ils se tiennent. Les jeunes, qui ont une vie pélagique, possèdent une vessie qui régresse, par manque d'usage, lorsque l'animal gagne le fond de la mer.

Vu, le Doyen
L. LANDOUZY

Vu par le Président de la Thèse,
CH. RICHEL

Vu et permis d'imprimer
Le vice-recteur de l'Académie de Paris,
L. LIARD.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. ARTEDI (PETR.). — Ichthyologia, sive opera omnia de Piscibus. Lugduni Batavorum, 1738.
2. BAGLIONI (S.). — Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. (*Zeitschr. f. allgem. Physiol.*), 1908, VIII, 80 p.
3. BAUDELLOT (M.-E.). — De la détermination des pièces osseuses, qui se trouvent en rapport avec les premières vertèbres, chez les Cyprins, les Loches et les Silures. (*C. R. Ac. Sc.*), 1868, p. 330-334.
4. BERLACH. — Symbola ad anatomiam vesicæ natatoriae piscium. Königsberg, 1834.
5. BERGMANN (C.) et LEUCKART (R.). — Vergleichende Anatomie und Physiologie. Stuttgart, 1851.
6. BIOT. — Mémoire sur l'air contenu dans la vessie natatoire des Poissons. (*Mém. de la Soc. d'Arcueil*), 1807, I, 252.
7. BLOCH (L.). — Schwimmblase, Knochenkapsel u. Weberscher Apparat von *Nemachilus barbatulus*, Gunther. (*Jen. Zeitschr. für Naturwiss.*), 1900, 1-61.
8. BOHR (C.). — Sur la sécrétion de l'oxygène dans la vessie natatoire des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1892, CXIV, 1560-1562.
9. BONNIER (P.). — Sur les fonctions statique et hydrostatique de la vessie natatoire et leurs rapports avec les fonctions labyrinthiques. (*C. R. Soc. Biol.*), 1895, II.
10. BORELLI. — De motu animalium ex unico principio statico deducta. Lugduni Batavorum, 1685.
11. BOYLE (R.). — (*Philosophical Transactions for the year, 1675-79*), X, p. 310.
12. BRIDGE (W.). — The Air-Bladder in certain Siluroid Fishes. (*Birmingham, Phil. Soc. Proc.*), 1888, V, 6.
13. BRIDGE (W.). — The Air-Bladder and its connexion with the auditory organ in *Notopterus borneensis*. (*Journ. of the Linnean Soc.*), 1900, X XVII, 503.
14. BRIDGE (W.) et HADDON. — Contribution to the Anatomy of Fishes. I. The Air-Bladder and Weberian ossicles in the Siluroid fishes. (*Philos. Transact. of the Roy. Soc.*), 1889-1893.
15. BRODBELT. — On the Elastic Fluid contained in the Air-Vessels of Fish. (*Nicholson's Journ. of Nat. Phil.*), 1797, I, 264.
16. BYKOWSKI (L.) et NUSBAUM (J.). — Beiträge zur Morphologie des parasitischen Knochenfisches *Fierasfer*, Cuv. (*Bull. de l'Acad. d. Scienc. de Cracovie*), 1904.
17. CHARBONNEL-SALLE (L.). — Sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire. (*C. R. Ac. Sc.*), 1887, V, 104.
18. CHARBONNEL-SALLE (L.). — Recherches expérimentales sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*), 1887, (7), II, 305-331.

19. Coggi (A.). — Intorno ai corpi rossi della vesica natatoria di alcuni Teleostei. (*Mitteil. aus. d. zoolog. Station zu Neapel*), 1887, VII, 381.
20. CONFIGLIACHI. — Sull' analisi dell' aria contenuta nella vesica natatoria dei Pesci. Pavie, 1809.
21. CORNING. — Beiträge zur Kenntniss der Wundernetzbildungen in den Schwimmblasen der Teleostier. (*Morph. Jahrb.*), 1888, XIV.
22. CUNNINGHAM (J.-T.). — A treatise on the common sole (*Solea vulgaris*). Plymouth, 1890.
23. CUVIER. — Rapport fait à la classe des sciences physiques et mathématiques, sur le mémoire de M. Delaroche, relatif à la vessie aérienne des Poissons. (*Ann. Mus. Hist. Nat.*), 1809.
24. CZERMAK (J.-N.). — Vorläufige Mittheilungen über die Schwimmblase von *Esox lucius*. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*), 1850, II, 121-123.
25. DAGUIN (P.-A.). — Traité élémentaire de Physique. Paris et Toulouse, 4^e édit., 1878, I, 132.
26. DAY (F.). — On the Air-Bladder of Fishes. (*The Zoologist.*), 1886, 97.
27. DEINEKA. — Zur Frage über den Bau der Schwimmblase. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*), 1905, LXXVIII, 149.
28. DELAROCHE. — Observations sur la vessie aérienne des Poissons. (*Ann. Mus. Hist. Nat.*), 1809, XIV, 184.
29. DUFOSSÉ. — De l'Ichthyopsophie ou des différents phénomènes physiologiques, nommés voix des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1858, XLVII, 916.
30. DUFOSSÉ. — De l'Ichthyopsophose ou des différents phénomènes physiologiques, nommés voix des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1866, LXII, 978.
31. DUGÈS (A.). — Traité de Physiologie comparée, II, 132.
32. EHRENBAUM (E.). — Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht. (*Wissenschaft. Meeresunters. usw., neue Folge*), II, Heft 1.
33. EMERY (C.). — Fierasfer. Monographie. (*Fauna u. Flora des Golfes von Neapel*), 1880.
34. ERMAN. — Untersuchungen über das Gas in der Schwimmblase der Fische. (*Ann. der Physik, von Gilbert*), 1808, XXX, 113-130.
35. FISCHER. — Versuch über die Schwimmblase der Fische, in-8°, 1795.
36. FOURCROY. — Observations sur le gaz contenu dans la vessie natatoire de la Carpe. (*Annal. de Chimie*), 1790, I, 47.
37. GEOFFROY ST-HILAIRE (Et.). — Description de l'Egypte, Hist. Natur., 1809, I, 31.
38. GEOFFROY ST-HILAIRE (Et.). — Des usages de la vessie aérienne des Poissons. (*Annal. du Museum*), 1809, XIII, 460-464.
39. GMELIN (F.). — Commentaires de la 13^e édit. du *Systema naturæ* de LINNÉ, 1789, I, 1127.
40. GOURIET (E.). — Du rôle de la vessie natatoire. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*), 1866 (5), VI, 369-382.
41. GUYÉNOT (E.). — Contribution à l'étude anatomique et physiologique de la vessie natatoire des Cyprinidés, in-8°, 1904, 40 p., 2 Pl.
42. GUYÉNOT (E.). — Contribution à l'étude anatomique et physiologique de la vessie natatoire des Cyprinidés (*C. R. Soc. Biol.*), 13 mai 1905, LVII, 794.

43. HADDON. — Der Schallapparat eines zirpenden Fisches. (*Journ. Anat. and Phys.*), 1881, XV, 322 (Analyse in *Kosmos*, X, 140).
44. HARTING (P.). — Le Physomètre, nouvel instrument pour la détermination de volumes variables d'air ou d'autres corps, surtout de la vessie natatoire des Poissons. (*Archives Néerlandaises*), 1872, VII, 289-327.
45. HASSE (C.). — Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. — Das Gehörorgan der Fische. (*Anatom. Studien*), I, 1873.
46. HEUSINGER. — Bemerkungen über das Gehörwerkzeug des *Mormyrus cyprinoides*, *Gastroblecus compressus* und *Pimelodus synodontis*. (*MecKel's Archiv. f. Anat. u. Phys.*), 1826, 324-327.
47. HOLMGREN (E.). — Beiträge zur Morph. der Zelle. II. *Anatom. Hefte*, 1904, XXV.
48. HUFNER (H.). — Zur physikalischen Chemie der Schwimmblasenorgane. (*Archiv. Anat. Phys., Phys. Abth. de Du Bois REYMOND*), 1892, II, 54-80.
49. JACOBS. — Ueber die Schwimmblase der Fische. Inaug. dissert. Tübingen, 1898.
50. JÄGER (A.). — Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. Inaug. dissert. Leipzig, 1903.
51. JOBERT. — Recherches anatomiques et physiologiques pour servir à l'histoire de la respiration chez les Poissons. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*), 1878, (6), VII, 7 p.
52. KOELREUTER (J.-T.). — Descriptio Cyprini rutili, quem Halawel Russi vocant, historico-anatomica. (*Novi. Comment. Petropolitani*), 1770, XV, 494-503, I pl.
53. LEYDIG (F.). — Einige histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger (*Cobitis fossilis*). (*Müller's Archiv. f. Anat. Phys.*), 1853, 3-8.
54. LEYDIG (F.). — Kleinere Mitteilungen zur tierischen Gewebelehre (*Müller's Archiv. f. Anat. Phys.*), 1854.
55. MARANGONI. — Fonctions de la vessie natatoire des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1880, XC, 1293.
56. MILNE-EDWARDS (H.). — Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée, 1858, II, 372.
57. MÖBIUS (K.). — *Balistes aculeatus*, ein trommelnder Fisch. (*Sitzungsber. Akad. d. Wiss. Berlin*), 1889, 999-1006.
58. MONOYER (M.). — Étude de l'équilibre et de la locomotion chez les Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1866, LXII, 847.
59. MONOYER (M.). — Recherches expérimentales sur l'équilibre et la locomotion des Poissons. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*), 1866, (5), VI, 5-15.
60. MORAT (J.-P.) et DOYON (M.). — Traité de Physiologie, 1900, IV, 61.
61. MOREAU (A.). — Sur l'air de la vessie natatoire des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1863, LVII. — Plusieurs notes in (*C. R. Ac. Sc.*, de 1863 à 1876).
62. MOREAU (A.). — Recherches expérimentales sur les fonctions de la vessie natatoire. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*), 1876 (6), IV, 85 p., 2 pl.
63. MOSELEY. — Notes by a Naturalist on H. M. S. « Challenger ». London, 1879, 51.

64. MÜLLER, AUGUST. — Beobachtungen z. vergleich. Anatomie der Wirbelsäule. (*J. Muller's Archiv. f. Anat. Phys.*), 1853.
65. MÜLLER, JOHANNES. — Von den Blutgefässkörpern der Schwimmblase. (*Abhandl. d. Berliner Akademie*), 1839.
66. MÜLLER, JOHANNES. — Untersuchungen ueber die Eingeweide der Fische. (*Abhand. d. Berliner Akademie*), 1843.
67. NEEDHAM. — Disquisitio anatomica de formato foetu. Amsterdam, 1668.
68. NUSBAUM (J.). — Ueber das anatomische Verhältnis zwischen das Gehörorgan und der Schwimmblase bei den Cyprinoiden. (*Zool. Anz.*), 1881, IV, 552-556.
69. NUSBAUM (J.) et REIS (M^{me} C.) — Beiträge zur Anatomie und Physiologie des s. g. Ovals, in der Schwimmblase der Fische. (*Bull. Acad. d. Sciences, Cracovie*), Déc. 1905, 778-784.
70. NUSBAUM (J.) et SIDORIAK (S.). — Das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei dem Schleimbeiszer (*Cobitis fossilis*). (*Anatom. Anzeig.*), 1899, XIV, 209-223.
71. OWEN (R.). — Anatomy of Vertebrates. London, 1846, I, 497.
72. PERRAULT (C.). — Œuvres de physique et de mécanique, 1721, II, 382.
73. PETIT. — Histoire de la Carpe. (*Mém. Ac. Sc.*), 1733, 197-222, 6 pl.
74. PRESTON (C.). — A general idea of the structure of the internal parts of fishes. (*Philos. Transact.*), 1895-97, XIX, 419.
75. PRIEFER. — Über die Funktion der Schwimmblase. Berlin, 1892.
76. PROVENCAL et HUMBOLDT. — Recherches sur la respiration des Poissons. (*Mém. Soc. Arcueil*), 1809, II, 400.
77. QUEKETT. — On a peculiar arrangement of blood-vessels in the Air-Bladder of fishes; with some remarks on the evidence they afford of the function of that organ. (*Trans. of the microscop. Soc. of London*), 1844, I, 99.
78. RATHKE. — Bemerkungen über die Schwimmblase einiger Fische. Beitrag Z. Geschichte d. Tierwelt, 1827.
79. RAY (J.). — Letter containing some consideration on the conjecture about the swimming bladders in fishes. (*Philos. Transact.*), 1675, X, 349-351.
80. REDI (F.). — De animalculis vivis, quæ in corporibus animalium vivorum reperientur observationes; latinas fecit P. Coste. Amstelodami, 1708, 26 pl.
81. REGNARD. — Sur l'action statique de la vessie natatoire des Poissons (*C. R. Soc. Biol.*), 1895, II.
82. REINHARDT. — Über die Schwimmblase in der Familie Gymnotini. (*Arch. f. Naturgesch.*), 1854, I, 167-184.
83. REIS (M^{me} C.). — Contribution à la morphologie des ossicules de Weber et de la vessie natatoire chez le *Siluroides nebulosus*. (*Bull. Akad. d. Sc., Cracovie*), 1905, 220-228, 4 pl.
84. REIS (M^{me} C.) et J. NUSBAUM. — Zur Histologie der Gasdrüse in der Schwimmblase der Knochenfische, zugleich ein Beitrag zur Trophospongienfrage. (*Anatom. Anzeig.*), 1905, XXVII.

85. REIS (M^{me} C.) et J. NUSBAUM. — Weitere Studien zur kenntnis des Baues und der Funktion der Gasdruse und des Ovals in der Schwimmblase der Knochenfische (*Ophididæ, Percidæ*). (*Anatom. Anzeig.*), 1906, XXVIII, 177-191, 2 pl.
86. RICHARD (J.). — Sur les gaz de la vessie natatoire des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1895, CXX, 745.
87. RIDWOOD (W. G.). — The Air-Bladder and Ear of British Clupeoid Fishes. (*Journ. of Anat. and. Phys.*), 1892, XXVI, 26-42.
88. RONDELET. — De piscibus marinis. Lugduni, 1554.
89. ROSENTHALUS. — Ichthyotomische Tafeln. Berlin, 1812. (Taf. I, fig. 2-7).
90. SAGEMEHL (M.). — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. (*Morph. Jahrb.*), 1885, X.
91. SAGEMEHL (M.). — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. (*Morph. Jahrb.*), 1891, XIV et (*Morph. Jahrb.*), 1895.
92. SCHNEIDER (G.-I.). — In Pet. Artedi. Synonymia piscium, sive historia piscium naturalis et literaria ; auct. J. B. SCHNEIDER. Leipzig, 1789.
93. SCHULTZE (F.-E.). — Die Lungen und die Schwimmblase der Fische. (*Stricker's Lehre von den gewebe des Menschen und der Thiere*), 1871, I.
94. SIDORIAK (S.). — Przycz. do kwestyi wzajemnego stozunku organu sluchu i pecherza plawnego u ryb piskorzowatych i karpiowatych. (*Kosmos*), 1900. (Appareil auditif et vessie natatoire de la Loche et de la Carpe).
95. SORESENSEN (W.). — Om Lydorganer hos Fiske. En physiologisk og comparativ. anatomisk Undersogelse. Kjobenhavn, 8^e, 1884, 256 p., 4 pl.
96. SORESENSEN (W.). — Om Forbeninger i Swommblaeren, Pleura og Aortas Vaeg og Sammensmeltning, samt de saakaldte Weberske Knoglers morphologi. (Sur les ossifications de la paroi de la vessie natatoire, de la plèvre, et de l'aorte et leur fusion avec la colonne vertébrale, surtout chez les Siluroïdes et sur la morphologie des ossicules de Weber). (*Vid. Selsk. Skrifter, Kjobenhavn*), 1890, VI, 67-152, 3 pl. (Résumé en français).
97. SPALLANZANI. — Cité d'après H. MILNE EDWARDS. Leçons de Physiologie et d'Anatomie comparée, II, 257.
98. STANNIUS. — Zootomie der Fische.
99. THILO (O.). — Das Schwinden der Schwimmblasen bei den Schollen. (*Zool. Anz.*), 2 avril 1907, XXI.
100. TRAUBE-MENGARINI (M^{me}). — Ueber die Gase in der Schwimmblase der Fische. (*Archiv. f. Anat. Phys., phys. Abtheil.*), 1889.
101. TREVIRANUS. — Über die Verrichtung der Schwimmblase bei den Fischen. Bremen, 1817.
102. VINCENT et BARNÈS. — On the structure of the red glands in the swim-bladder of certain fishes. With a note on their possible function. (*Journ. Anat. and. Physiol.*), London, 1896, XXX.
103. WEBER (E.). — De aure et auditu hominis et animalium. Pars I, de aure animalium aquatiliū. Leipzig, 1820 ; Pl. III à X.

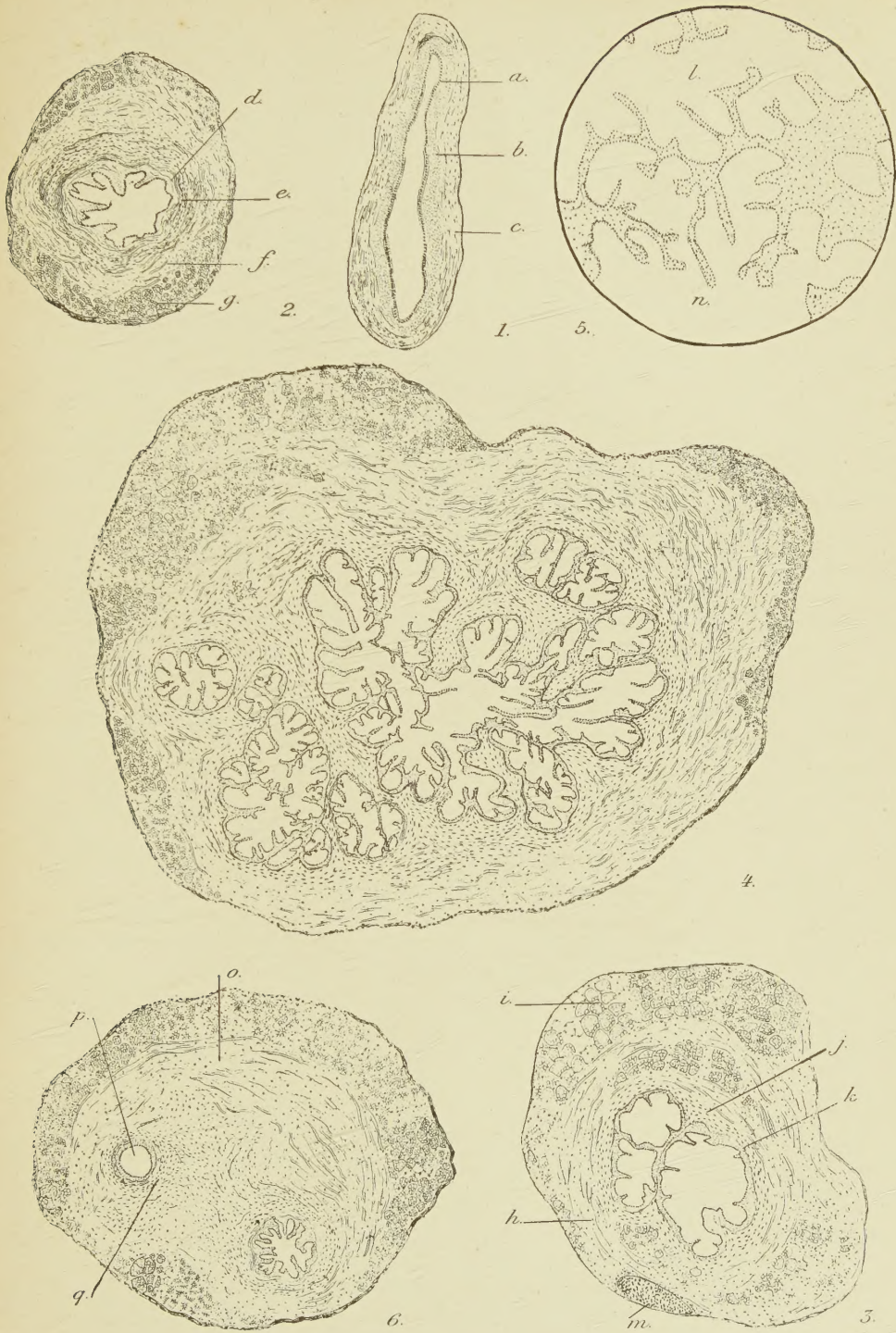
104. WIEDERSHEIM. — Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, 1883.
105. WIBLUGHBY (F.). — De historia Piscium, libri IV. . . . cum appendice historias et observationes in supplementum operis collatæ complectente. Totum opus recognovit, coaptavit, supplevit J. RAY. Londin., 1743.
106. WRIGHT (R.) RAMSAY. — The relationship between the Air-Bladder and auditory organ in Amiurus. (*Zool. Anz.*), 1884, VII, 248-252.
-

PLANCHE III.

EXPLICATION DE LA PLANCHE III.

(Les dessins sont réduits de 1/2).

- Fig. 1. — Coupe transversale du canal pneumatique de la Tanche, au voisinage de l'orifice vésical. Obj. 3. Occ. 2. — *a*, épithélium ; *b*, tissu conjonctif ; *c*, fibres élastiques circulaires.
- Fig. 2. — Coupe transversale du canal pneumatique de la Tanche pratiquée suivant la ligne 3-4 de la figure 4 (dans le texte). Obj. 3, Occ. 2. — *d*, tissu conjonctif ; *e*, fibres élastiques circulaires ; *f*, fibres musculaires striées circulaires ; *g*, fibres musculaires striées longitudinales.
- Fig. 3. — Coupe transversale du renflement œsophagien (canal pneumatique de la Carpe). Obj. 3, Occ. 2. — *h*, tissu conjonctif ; *j*, fibres musculaires lisses ; *k*, fibres musculaires striées circulaires ; *i*, fibres musculaires striées longitudinales ; *m*, section d'un nerf (branche du rameau intestinal du pneumogastrique).
- Fig. 4. — Coupe transversale du renflement œsophagien (canal pneumatique de la Tanche), pratiquée suivant la ligne 1-2 de la figure 4 (dans le texte). Obj. 3. Occ. 2. On voit la lumière du canal divisée en nombreuses lumières secondaires.
- Fig. 5. — Une partie de la muqueuse du canal pneumatique ; on voit de nombreuses villosités et un pont muqueux séparant la lumière du canal en deux lumières secondaires *l* et *n*. — Obj. 5 ; Occ. 2.
- Fig. 6. — Coupe transversale du canal pneumatique de la Tanche, au niveau du renflement œsophagien. Obj. 3 ; Occ. 2. La lumière du canal s'est divisée en deux canaux, dont l'un (*p*) se termine plus loin en cœcum et constitue donc un simple diverticule ; *q*, fibres élastiques circulaires ; *o*, fibres musculaires striées circulaires.
-



E. GUYENOT del.

VESSIE NATATOIRE.

